ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 85

11

НОЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

УДК 582.272.46

© Л. П. Перестенко

ЭВОЛЮЦИЯ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*PHAEOPHYTA*) В МИРОВОМ ОКЕАНЕ 2. УСЛОВИЯ, ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ЭТАПЫ

L. P. PERESTENKO. EVOLUTION OF *PHAEOPHYTA* IN THE WORLD OCEAN. 2. ENVIRONMENTS, REGULARITIES AND STAGES

Показано, что в современной флоре бурых водорослей сосуществуют 3 разновременные флоры: фукусовая—диктиотовая, по-видимому мел-палеогеновая; ламинариоидная аустральная палеогеновая (эоцен-олигоценовая); ламинариевая бореальная миоцен-плиоцен-плейстоценовая.

Ключевые слова: *Phaeophyta*, эволюция, мел, кайнозой.

Филогения бурых водорослей давно привлекала внимание исследователей. Каждое поколение вносило свою лепту в изучение этой проблемы, создавая все новые варианты филогенетического древа (Перестенко, 2000). Но лишь немногие исследователи обращались к истории развития этой группы на примере отдельных ее представителей (Clayton, 1984). В настоящей работе мы попытались дать картину эволюции *Phaeophyta* во времени и пространстве, анализируя литературные и собственные данные по филогении, распространению и условиям обитания группы в Мировом океане со времени ее происхождения предположительно 200 млн лет назад в триасе (по результатам анализа нуклеотидной последовательности 5s рРНК — Lim et al., 1986) или в мелу (Clayton, 1984; van den Hoek et al., 1995). Изучение литературных данных (Крашенинников, Басов, 1985, 1986; Мягков, 1989; Емельянов и др., 1989) по эволюции климата на планете в течение мела и кайнозоя убеждает нас, что основные этапы в эволюции бурых водорослей (происхождение групп на уровне порядков) связаны с кардинальными изменениями в макроциркуляционной системе Мирового океана в связи с движением материковых плит и расширением океана.

Самыми древними группами нам представляются филогенетически максимально разобщенные *Dictyotales*, *Sphacelariales* и *Fucales*. Это эври- и мегатермные организмы, имеющие признаки эволюции на умеренно-тепловодном шельфе австралийского материка, сохранившего климатическую преемственность в связи с передвижением на север в низкие широты. По-видимому, эти группы существуют с мезозоя, имея черты высокой специализации уже в меловое время и сохранив в структуре эмбриональной нодулы организацию первичных *Phaeophyta*. Эти организмы населяли шельф единого австралийско-антарктического материка с умеренноводными и тепловодными условиями обитания, занимавшего полярное положение, и, видимо, расселялись широко в Мировом океане ввиду отсутствия резкого широтного температурного градиента. В мелу при общей тенденции к снижению температуры происходили неоднократные долговременные ее колебания. Значительное понижение температуры и кардинальные изменения в макроциркуляционной системе были в среднем мелу. Видимо, тогда произошли концептакульные *Phaeophyta*, в частности *Fucales*, которые, будучи эвритермными организмами, смогли широко расселиться в Мировом океане.

Эволюция *Ascoseirales* и *Durvillaeales*, очевидно, началась после разделения Антарктиды и Австралии (как физического, так и климатического) в связи с

охлаждением Антарктиды. Это происходило, видимо, после образования в позднем эоцене течения вокруг Антарктиды, приведшего к ее термической изоляции и охлаждению. Несомненно, большую роль в судьбе этих двух групп сыграл их узкий термопатический диапазон. Более холодноводные, чем фукусовые, аскозейровые и дурвиллеевые погибли в результате полного оледенения Антарктиды; сохранилось лишь несколько видов на окраинах той климатической зоны, которую они населяли.

Наиболее специализированный представитель *Desmarestiales* — *Himanthothallus grandifolius* (Gepp) Skottsb. обитает на антарктическом шельфе, являясь вместе с *Ascoseira* и *Durvillaea* биономическим аналогом ламинариевых в южном полушарии. Судя по распространению, термопатии и уровню специализации, *Himanthothallus grandifolius* эволюционировал синхронно с *Ascoseirales* и *Durvillaeales*, но от совершенно других организмов.

Таким образом, мы полагаем, что вышеперечисленные порядки составляют мезозойско-палеогеновую флору, доледниковую и ледниковую. В интервале времени с 80—100 до 38—40 млн лет назад эта флора существовала в условиях островного и горного оледенения в Антарктиде, затопленной на 20—40 % и представлявшей собой в то время архипелаг, за исключением далекой от полюса восточной Антарктиды и Австралии. Белые острова соседствовали с зелеными. Но на рубеже эоцена и олигоцена, 38—40 млн лет назад, в период значительной регрессии началось покровное оледенение, формирование кругового Антарктического течения, холодных донных вод, айсбергов (Мягков, 1989). В нижнелиторальной и сублиторальной зонах стали доминировать пластинчатые ламинариоидные *Ascoseirales*, *Durvillaeales* и *Desmarestiales*. Им сопутствовали хордариоидные, диктиосифоидные и эктокарпоидные формы, из которых сохранились *Scytothamnus*, *Stereocladon*, *Splachnidium* (*Scytothamnales*), *Asteronema* и др.

Порядки, составляющие эту флору, сохранили признаки как древние (первичная апикальность, паренхимная нодула, изоморфные циклы, олигоспория), так и позднее приобретенные (отсутствие нодулы, трихоталлический и вторичноапикальный рост, полиспория, гетероморфный и неполный цикл).

Домиоценовые флоры северного и южного полушарий различались, но не в такой степени, как сейчас: на севере отсутствовали доминирующие ныне представители сем. *Fucaceae* и порядок *Laminariales*, были распространены представители семейств *Sargassaceae* и *Cystoseiraceae*. В миоцене произошли кардинальные перестройки в морской бентосной флоре — появились ламинариевые, возможно, сем. *Fucaceae*. Однако события последних 2—3 млн лет существенно преобразовали северную миоценовую высокоширотную флору. Господствующие ныне на бореальном шельфе ламинариевые частью своих родов эволюционировали в ледниковое время — в плиоцене—плейстоцене, самое раннее — в позднем миоцене (Перестенко, 1998). В плиоцене—плейстоцене эволюционировали семейства *Fucaceae* и *Himanthaliaceae*. Существенно пополнился видами род *Sphacelaria*, порядки *Chordariales* и *Dictyosiphonales*. Как мы могли убедиться (Перестенко, 2000), пики формообразования *Chordariales* в Атлантическом океане располагаются между 44° и 67° с. ш. у Европы и между 40° и 60° с. ш. у Америки; в Тихом океане — между 34° и 55° с. ш. у Азии и между 34° и 58° (60°) с. ш. у Америки. Более холодноводные *Dictyosiphonales* дают пики формообразования в Атлантике между 44° и 71° с. ш. у Европы и к северу от 41° с. ш. у Америки; в Тихом океане — между 41° и 52° с. ш. у Азии и между 37° и 54° с. ш. у Америки. В тех же широтных интервалах дают пики формообразования *Ectocarpales* и *Sphacelariales*. Как выясняется, эти пики располагаются в зоне наибольших гидрологических перестроек в ледниковое время. Действительно, в последнее ледниковье южная граница льдов на суше проходила примерно на широте 48° в западной Европе и примерно на широте 37° на востоке Северной Америки. В океане южный край сплошных льдов располагался по 41°—42° с. ш. Вдоль него проходили антициклонические холодное и теплое течения, направлявшиеся на юг вдоль берегов западной Сахары, Мавритании и Сенегала, где существовали апвеллинги и температура опускалась до 12—18 °С. Линия полярного фронта веерообразно

мигрировала примерно между широтами Сенегала и Исландии (по: Емельянов и др., 1989). Итак, есть основание полагать, что в значительной мере северная умеренноводная флора состоит из молодых видов плиоцен-плейстоценового времени.

Утверждение о молодости бореальной флоры морских бентосных водорослей основывается на биогеографическом и морфогенетическом анализе, не имеет прямых доказательств в виде ископаемых остатков и поэтому состоит в определенном несоответствии с результатами исследований по ископаемой бентосной фауне. Анализируя североПацифическую флору красных водорослей (*Rhodophyta*), мы пришли к заключению, что, населяя тонкий поверхностный, весьма изменчивый по своим физико-химическим характеристикам слой воды, морская бентосная флора подвергается более значительным перестройкам, чем фауна, особенно значительным в периоды быстрых климатических изменений гляциального характера (Перестенко, 1988, 1994). Действительно, ареалы водорослей фотосинтезирующих растений принципиально отличаются от ареалов животных. Они могут быть сколь угодно большими по площади, но неглубокими, практически одинаковыми по глубине. Ареалы животных могут распространяться на значительную глубину, что позволяет сохраняться видам даже в периоды значительных, катастрофических, изменений условий обитания в поверхностном слое ареала. Арктические фауна и флора отражают 2 главных события, свершившихся, по-видимому, не ранее позднего миоцена: миграцию (и натурализацию) тихоокеанских видов, а затем, позднее, миграцию атлантических видов. Вследствие этого более «консервативная» фауна сохраняет больший процент тихоокеанских видов, чем более «реактивная» флора. В этом и заключается, по нашему мнению, ответ на одну из загадок арктической биогеографии, состоящую в том, что арктическая флора содержит гораздо меньше пацифических видов, чем фауна (Dunton, 1992).

Эктокарповые относят к самым древним *Phaeophyta*, от которых произошли все остальные, что и отражено в одной из последних филогенетических схем (van den Hoek et al., 1995). Можно ли считать относительную примитивность организации эктокарповых безусловным показателем их древности и первичности по отношению к другим группам *Phaeophyta*? По-видимому, однозначного ответа нет. Это достаточно сложные на своем уровне организации, широко адаптивные, таксономически дифференцированные формы. В сем. *Myrionemataceae* истинно изоморфной смены форм развития нет. В цикле изученных видов *Hecatonema* и *Myrionema* морфологически пластичнее диплоидная фаза. У *Hecatonema hispanicum* (Sauv.) Lois. и *H. foecundum* (Stromf.) Lois. в результате гетеробластического прорастания зооидов из многогнездных зооидангиев возникают две морфологически различающиеся организации слоевища: дисковидная и нитевидная. У *Myrionema strangulans* Grev., *M. feldmannii* Lois., *M. magnusii* (Sauv.) Lois, *M. orbiculare* J. Ag. диплоидная фаза представлена дисковидным, псевдодисковидным и нитевидным слоевищем, но при этом гаплоидная фаза у всех названных видов существует только в форме нитевидного слоевища (Loiseaux, 1967). В эволюционном аспекте существование пластичного полиморфного диплоида не замедлило проявиться в формировании производных гетероморфных групп — *Chordariales* и *Dictyosiphonales*.

Самыми древними были некрупные паренхимные организмы, строение которых сохранилось в строении эмбриональной нодулы *Fucales*, *Dictyotales* и *Sphacelariales* (Перестенко, 1972). Древние нитчатые разветвленные эктокарпоидные *Phaeophyta* сохраняли паренхимную нодулу и рано дивергировали на формы с первично апикальным ростом и формы с интеркалярным ростом, перешедшим в трихоталлический и вторичноапикальный рост (Перестенко, 1972). Так же эволюционно рано возникло оогамное половое размножение. Из 2 существующих типов размножения: оогамного олигоспорового и изогамного полиспорового — оогамный олигоспоровый присущ более древним формам. По крайней мере, вполне очевидно, что в эволюции *Phaeophyta* олигоспоровые составляют аустральную по своему таксономическому разнообразию в южном полушарии и более древнюю, филогенетически более разобщенную группу, чем полиспоровые, что позволяет говорить об

их более раннем происхождении. (Вспомним о существовании древней группы с олигоспоровым размножением — *Rhodophyta*).

Более полно древние признаки отражены в структуре небольшого порядка *Tilopteridales*. Прорастание эмбриоспоры с образованием паренхимной нодулы и без ее образования, наблюдаемое в этой группе (South, 1972), является проявлением обычного для водорослей явления — выпадения стадий развития в онтогенезе. Именно так сформировались у фукусовых гомологические образования: ветви, волоски и концептакулы. Именно так, по нашему представлению, возникли группы с прорастанием одноклеточной эмбриоспоры в нить, включая самый примитивный по морфологии современный порядок *Ectocarpales*, — путем выпадения стадии образования паренхимной нодулы. Однако не исключено, что эктокарповые — организмы, никогда не имевшие паренхимной нодулы, но составлявшие вместе с первично паренхимными организмами таксономическое разнообразие первичных *Phaeophyta*. В этом случае *Phaeophyta* — дифилетическая группа по раннеонтогенетическому признаку. В любом случае мы отвергаем возможность происхождения *Dictyotales*, *Sphacelariales* и *Fucales* от *Ectocarpales*.

Нетрудно представить себе предковую форму фукусовых. Это были растения с трихоталлическим на ранних стадиях развития ростом, сменяющимся апикальным, с волосками, разбросанными по слоевищу группами, с органами размножения, рассеянными по слоевищу или в сорусах, с паренхимной структурой и паренхимной нодулой, разветвленные, с цилиндрическими и уплощенными ветвями. По морфологии они напоминали современные диктиосифоновые. На ранних стадиях развития эти организмы имели однорядноннтчатое строение с апикальным волоском (как диктиосифоновые). В этом ретроспективном морфогенетическом ряду просматривается структура, похожая на структуру современных тилоптериевых, что позволяет говорить об их филогенетическом родстве.

Ретроспективное рассмотрение эволюции морфологии *Splachnidium rugosum* выявляет строение, схожее со строением хордариевых. *Asteronema rhodochortonoides* имеет строение эктокарповой водоросли. Предковая форма ламинариевых, по-видимому, имела строение, напоминавшее строение *Punctaria*. Таким образом, налицо существование параллельных рядов в морфологии представителей 2 флор — древней домиоценовой и более молодой миоцен-плиоцен-плейстоценовой. В эпоху существования Гондваны и океана Тетис более широко и таксономически более разнообразно были представлены эктокарпоидные, диктиосифоидные и хордариоидные водоросли. Распадение Гондваны, закрытие океана Тетис и в связи с этим неоднократные кардинальные перестройки в макроциркуляционной системе в Мировом океане (не менее 4 раз) сказались на макроэволюции *Phaeophyta*: появились фукусовые, затем сплахнидиевые, аскозейровые, дурвиллеевые и десмарестиевые, затем ламинариевые. С развитием ледников в северном полушарии флора бентосных водорослей претерпела большие изменения. Современная той, что сохранилась в южном полушарии, и, возможно, более близкая ей, частью погибла, частью изменилась. Эволюционной переработке подверглись эктокарповые, в результате давшие хордариевые и диктиосифоновые, ламинариевые (Перестенко, 1998), а также фукусовые. Сформировалось сем. *Fucaceae* (в онтогенезе представителей семейства сохранилась стадия трехсторонней апикальной клетки — онтогенетически и эволюционно более раннего признака). Путем резкого изменения в характере роста (девиации) возникло сем. *Himanthaliaceae*. Путем девиации, видимо, одновременно с гиманталиевыми, сформировался порядок *Cutleriales* (Перестенко, 1972).

Как показал анализ распространения бурых водорослей в Мировом океане, эволюционные процессы в этой группе наиболее активно протекали на шельфе больших материков на границе умеренных и тропических вод. В южном полушарии эти условия существовали, когда огромный австралийско-антарктический материк занял полярное положение, и в результате раздвижения плит и других тектонических явлений образовалось круговое охлаждавшееся течение. Это течение менялось по мере возникновения и углубления проливов, соединявших южные океанические

бассейны, в сочетании с циркумтропическим течением в океане Тетис, а затем и без него. Эволюция климата, а вместе с ней и эволюция биоты, ускорились с включением в систему материки—вода—атмосфера такого неустойчивого физического тела (в термических условиях Земли), как лед, огромных масс льда. С завершением льдообразования на всей поверхности Антарктиды и стабилизацией ледовых условий макроэволюционно значимое для бентосных водорослей пространство в умеренной зоне южного полушария значительно сократилось. Арена макроэволюционных процессов переместилась в северное полушарие, в котором похолодание завершилось возникновением ледников в условиях неустойчивого льдообразования на огромных массивах суши и воды. Это произошло в неогене. В результате в северном полушарии в неогене развилась флора, которая в эпоху ледниковья по своим жизненным формам и облику экосистем приобрела черты холодноводной антарктической флоры, но в значительной мере на другой систематической основе: развились таксономически разнообразно дифференцированные ламинариевые, хордариевые, диктиосифоновые, эктокарповые.

Таким образом, в современной флоре бурых водорослей сосуществуют 3 разновременные флоры: фукусовая—диктиотовая, по-видимому мел-палеогеновая, флора; ламинариоидная аустральная палеогеновая (эоцен-олигоценовая) флора и ламинариевая бореальная миоцен-плиоцен-плейстоценовая флора.

Все вышесказанное позволяет нам присоединиться к сторонникам гипотезы, утверждающей, что именно включение льда — неустойчивого физического тела, обладающего значительной теплоемкостью, — в систему материки—вода—атмосфера обусловило кардинальные перестройки в биосфере: вымирание широко распространенных до тех пор аммонитов, белемнитов, динозавров и эволюцию и распространение млекопитающих, покрытосеменных на суше, а также, по нашему мнению, диатомовых и бурых водорослей в океане.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голиков А. Н. Этапы и рубежи кайнозоя (анализ хода геологического времени и развития фауны морских брюхоногих моллюсков) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 130. Климат и фауна кайнозоя. Л., 1985. С. 31—52.

Емельянов Е. М., Тримонис Э. С., Хорин Г. С. Палеоокеанология Атлантического океана. Л., 1989. 247 с.

Квасов Д. Д. Резкие изменения климата в кайнозое и их влияние на развитие фауны // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 130. Климат и фауна кайнозоя. Л., 1985. С. 95—110.

Крашенинников В. А., Басов И. А. Стратиграфия мела южного океана // Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 394. М., 1985. 174 с.

Крашенинников В. А., Басов И. А. Стратиграфия кайнозоя южного океана // Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 10. М., 1986. 206 с.

Мягков С. М. Антарктида: прошлое и будущее оледенения. М., 1989. 160 с.

Перестенко Л. П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 7. С. 750—764.

Перестенко Л. П. Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1988. 397 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Перестенко Л. П. О происхождении и эволюции ламинариевых водорослей (*Laminariales*) *Phaeophyta* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 1—11.

Перестенко Л. П. Эволюция бурых водорослей (*Phaeophyta*) в Мировом океане. 1. Особенности географического распространения // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 8. С. 1—12.

Clayton M. N. Evolution of the *Phaeophyta* with particular reference to the *Fucales* // Progress in phycological research / Ed by F. E. Round, D. J. Chapman. Bristol, 1984. Vol. 3. P. 11—16.

Dunton K. Arctic biogeography: the paradox of the marine benthic fauna and flora // Trends in ecology and evolution. 1992. Vol. 7. N 6. P. 183—189.

Hoek C. van den, Mann D. G., Jahns H. M. Algae. An introduction to phycology. Cambridge, 1995. 623 p.

Lim B.-L., Kawai H., Hori H., Osawa S. Molecular evolution of 5S ribosomal RNA from red and brown algae // Jap. J. Genet. 1986. Vol. 61. P. 169—176.

Loiseaux S. Recherches sur les cycles de développement des Myrionématacées (Phéophycées) I—II. Hécatonématées et Myrionématées // Rev. gén. bot. 1967. T. 74. N 882. P. 529—578.

South G. R. On the life history of *Tilopteris mertensii* (Turn. in Sm.) Kütz. // Proc. VII Intern. seaweed symp. Tokyo, 1972. P. 83—89.

Ботанический институт
им В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 IV 1999

SUMMARY

This is the second part of paper on brown algae evolution. The first part has been published in Bot. Journal N 8—2000. Environments, patterns and stages of brown algae evolution are discussed. Three different floras coexist in modern phaeophycean flora: *Fucales—Dictyotales* flora of the Cretaceous — Palaeogene, laminarioid Austral flora of the Palaeogene (Eocene—Oligocene) and laminarean boreal one of the Miocene—Pliocene—Pleistocene.

УДК 582.4/9 + 581.9 + 581.132 + 581.1

© О. В. Ковалев

ЭВОЛЮЦИЯ C_4-СИНДРОМА ФОТОСИНТЕЗА У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

O. V. KOVALEV. EVOLUTION OF C_4 PHOTOSYNTHETIC PATHWAYS IN ANGIOSPERM APOPLAST

Проведен анализ эволюционного возникновения C_4-фотосинтетического синдрома. Он возник в результате усиления ледниково-психросферного режима в неогеновой системе кайнозоя и формирования максимальных значений суммарной солнечной радиации в поясах высокого давления северного и южного полушарий в среднем миоцене. Основную роль играли не годовые, а месячные величины суммарной радиации, относящиеся к периоду сезонной вегетации: анцестральные ареалы C_4-растений совпадают с современными распределениями максимальных месячных величин в 20 и 22 ккал/см^2 · мес. Величина в 18 ккал недостаточна для образования C_4-синдрома. Обосновано расположение 20 семейств с C_4-растениями в 4 группах цветковых растений по общности анцестральных макротаксонов C_3-апопластных и C_4-растений. Массовое появление C_4-растений — новых доминантов аридных формаций совпадает с нижней границей мессиния. Малатные C_4-растения отражают последний этап в формировании ценозов пустынь. Сукцессионные группировки C_4-растений являются зональными индикаторами аридных систем. Переход на новый биохимический тип метаболизма приводит не только к новым ароморфозам, но и ускоряет темпы эволюции появляющихся родов.

Ключевые слова: C_4-растения, C_4-фотосинтетический синдром, пояса высокого давления, аспартатный и малатный метаболизм, суммарная солнечная радиация, индикаторы аридных систем.

C_4-синдром фотосинтеза, впервые описанный в 1960 г. Ю. С. Карпиловым (1960), но получивший мировую известность как «путь Хэтча—Слэка» (Hatch, Slack, 1970), сопровождается настоящим бумом исследований анатомов и физиологов растений в связи с обнаружением у обладающих им таксонов уникальной комбинации специализированной анатомии и биохимии, использования клеток мезофилла как «биохимической помпы» двуокиси углерода и стабильно высокой продуктивности как культурных растений, так и наиболее трудноискоренимых сорняков мира (C_4 photosynthesis..., 1997; Sage, Monson, 1998). Эти разработки поставили еще больше вопросов: почему синдром проявился выборочно в 20 семействах двудольных и однодольных растений (Raghavendra, Das, 1978), какова палеонтологическая история C_4-растений, где появились их анцестральные ареалы. Но прежде всего необходимо выяснить, в каких условиях произошло формирование этого механизма фиксации двуокиси углерода, гораздо более эффективного, чем C_3-фотопериодический метаболизм.

В исследованиях физиологов и анатомов сложилась парадоксальная ситуация: при изучении C_4-фотосинтетического метаболизма учитывались все факторы, кроме непосредственного влияния солнечной радиации. Мы обнаружили очень простое и наглядное объяснение формирования ареалов C_4-растений в связи с географическим распределением величин суммарной солнечной радиации — главной составляющей радиационного баланса (рис. 1—3) (Ковалев, 1998а).

Для публикаций по C_4-синдрому — прерогативе физиологов растений — в мировой литературе характерен язык биохимической символики с детальными анатомическими и ультраструктурными описаниями. При этом доминируют представления об экологической природе C_4-синдрома и об отсутствии его таксономической специфичности. Все это затрудняет популяризацию среди биологов новых материалов по этой очень важной ботанической проблеме. Например, можно избежать традиционной

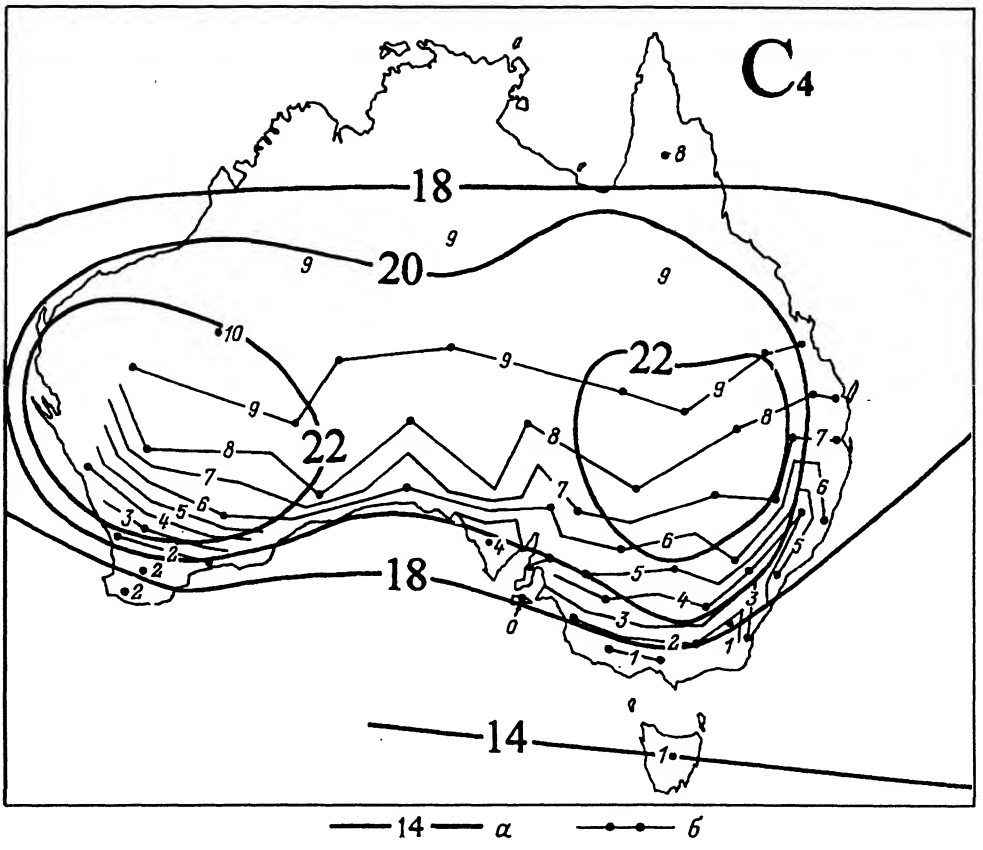


Рис. 1. Зависимость географического распространения C_4-злаков (*Poaceae*) Австралии от распределения величин суммарной солнечной радиации.

а — изолинии летних месячных величин (декабрь) суммарной солнечной радиации, ккал/см^2 · мес (по: Атлас..., 1963); *б* — линии, соединяющие центры (точки на карте) административных районов с одинаковым процентом встречаемости (0—10) C_4-злаков (540 аборигенных видов) по отношению к общему числу (833 вида) аборигенных видов злаков. Процент встречаемости: *0* — 0.9, *1* — 10—19, *2* — 20—29, *3* — 30—39, *4* — 40—49, *5* — 50—59, *6* — 60—69, *7* — 70—79, *8* — 80—89, *9* — 90—99, *10* — 100 (по: Hattersley, 1983).

символики способов декарбоксилирования дикарбоновых кислот (НАД-МЭ и НАДФ-МЭ) и использовать лишь обозначения аспартатной и малатной направленности C_4-метаболизма по продуктам первичной фиксации двуокиси углерода. При этом обнаруживается, что в Старом Свете преобладают среди растений-эдификаторов малатные C_4-растения, а в Новом Свете — аспартатные C_4-растения. Малатный C_4-синдром — самое молодое направление метаболизма.

Но особо следует подчеркнуть, что C_4-синдром, по нашему представлению, является частью грандиозной перестройки транспортной системы ассимилятов в период смены основных климатических режимов в кайнозое (рис. 4). Биологи явно недооценивают значение этой смены для эволюции биоты. Предшествующий суперцикл («оранжерейный» режим) продолжался почти 200 млн лет, поэтому изменения в эволюции пластидных генов, необходимые для образования C_4-метаболизма после смены климатических режимов, начались значительно раньше. Но C_4-синдром — это адаптация новых жизненных форм растений к самым экстремальным условиям нового климатического режима: ультрааридным пустыням и пустыням с морозами. Для малатных C_4-растений характерен очень высокий темп эволюционных процессов — формирование древесных форм, эдификаторов климаксовых группировок, например «лесов пустыни» — черносаксаульников.

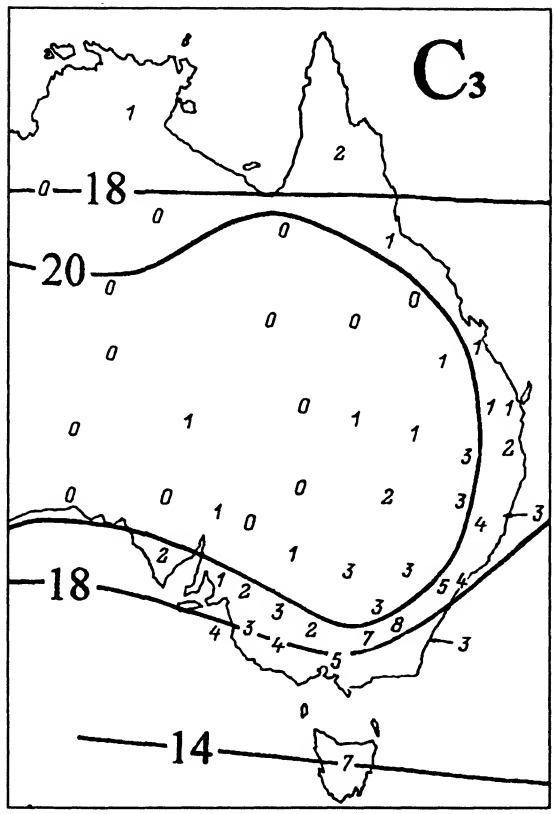


Рис. 2. Зависимость географического распространения C_3-злаков (*Poaceae*) восточной Австралии от распределения величин суммарной солнечной радиации.

Цифры *1*—*8*, расположенные в центрах административных районов (см. рис. 1), обозначают число видов аборигенных C_3-злаков (289 видов), сгруппированных в ряды по шкале: *1* — 0 — 14 видов, *2* — 5—29, *3* — 30—44, *4* — 45—59, *5* — 60—74, *6* — 75—89, *7* — 90—104, *8* — 105—119 видов (по: Hattersley, 1983). Остальные обозначения, как на рис. 1.

Кстати, впервые мобильные генетические элементы были открыты B. McClintock (1951) у малатного C_4-злака — кукурузы, а затем уже обнаружены у других организмов.

Экосистемный подход к исследованию эволюции C_4-синдрома впервые применен нами при разработке гипотезы о позднемиоценовой миграции аридных экосистем из Азии в Африку и формировании биоты ранних Hominidae (Kovalev, 1995; Kovalev, Zhilin, 1997; Ковалев, 1998б; Ковалев, Жилин, 1998).

Географическое распределение суммарной солнечной радиации и происхождение ареалов C_4-растений

Исследование C_4-растений — эдификаторов сообществ позволяет предположить, что формирование C_4-синдрома для всех семейств растений связано с географическим распределением наибольших значений величин суммарной солнечной радиации в летнее время. Суммарная солнечная радиация — главная составляющая радиационного баланса (Атлас..., 1963). При этом основную роль в формировании C_4-синдрома и ареалов C_4-растений играют не годовые величины суммарной радиации, а ее месячные величины, относящиеся к периоду сезонной вегетации. Летние месяцы характеризуются относительно малым градиентом потоков радиации на больших

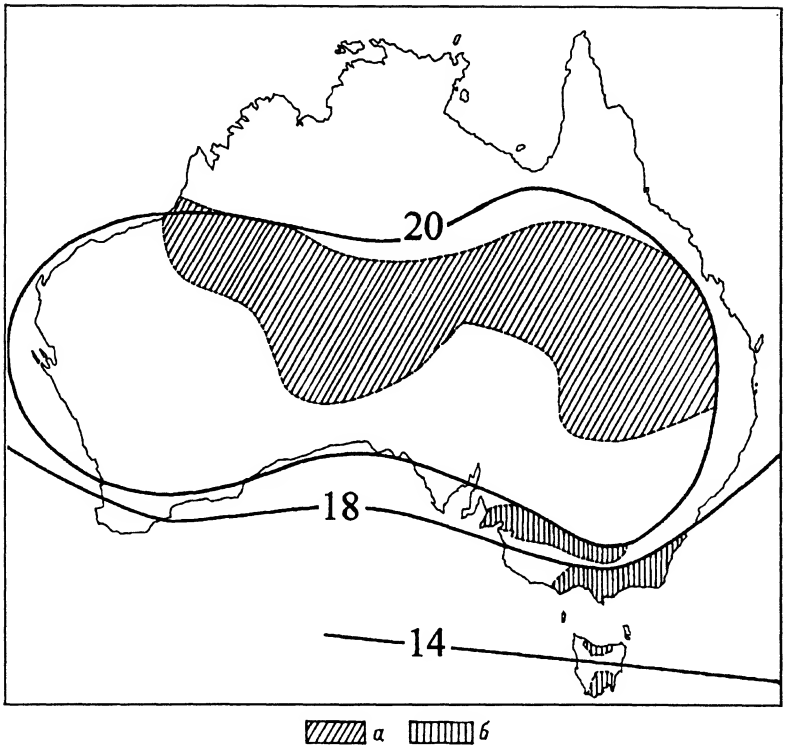


Рис. 3. Формирование ареалов австралийских видов лебеды (*Atriplex, Chenopodiaceae*) в пределах изолиний суммарной солнечной радиации.

а — *A. elachophylla* (C_4-вид); *б* — *A. australasica* (C_3-вид) (ареалы по: Wilson, 1984). Остальные обозначения, как на рис. 1.

Смена основных климатических режимов в кайнозое				
«Оранжерейный» режим	Переходный этап	«Ледниково-психросферный» режим		
палеоген (65 – 50)	Основные этапы усиления режима (млн лет назад)			
	50 – 38	38 – 28	15.3 – 6.7	3.4 – совр.
			Развитие ландшафтов с зонами высокого давления и экстраинсоляции (20 – 22 ккал./см^2·мес)	
C_3-фотосинтетический метаболизм симпластных растений; транспортная система ассимилятов: плазмодесменные связи между мезофиллом и флоэмой	Формирование апопластных растений: редукция плазмодесменных связей между мезофиллом и флоэмой, транспорт ассимилятов через апопласт; эволюционная радиация таксонов		Зональная эволюция C_4-фотосинтетического метаболизма апопластных растений	NADP-ME-type Малатный C_4-синдром; NADP-ME-type Аспартатный C_4-синдром; PCK-type
			Apoplast Plants	
			Symplast Plants	

Рис. 4. Происхождение C_4-фотосинтетического метаболизма в связи с климатическими событиями в кайнозое.

NAD-ME, NADP-ME, PCK-type — типы фотосинтетического декарбоксилирования. В термине «ледниково-психросферный» режим (Зубаков, 1990) отражены климатические изменения в наземных ландшафтах (ледниковые покровы) и похолодание Мирового океана (психросфера). Стрелки обозначают направление или изменения направления эволюционных процессов в связи с усилением нового климатического режима.

пространствах, и наибольшее количество тепла получают тропические и субтропические пустыни, что связано с большой полуденной высотой солнца и малооблачной погодой (Атлас..., 1963).

Анцестральные ареалы C_4-растений совпадают с современными распределениями максимальных месячных величин суммарной радиации в 20 и 22 ккал/см^2 · мес в декабре для южного полушария (рис. 1—3) и в июне для северного полушария. Это районы равнинных полупустынь и пустынь, саванноподобных группировок. В горных же полупустынях суммы эффективных температур недостаточны для формирования C_4-синдрома, так как основной физиологический признак синдрома — высокий температурный оптимум фотосинтеза — 30—45 °С (для C_3 — 10—25 °С). Вот почему, например, в роде *Sympegma* (*Chenopodiaceae*) не возник C_4-метаболизм, как предполагали R. Carolin с соавт. (1975). Это же относится и к многочисленным родам горных злаков с C_3-метаболизмом, входящим в трибы с доминированием C_4-синдрома (*Andropogoneae*, *Arundineae*, *Paniceae*).

Происхождение и доминирование современных C_4-растений ограничено широтами 15—45° в северном и 15—30° в южном полушариях. Формирование C_4-синдрома происходило при достижении максимальных величин суммарной радиации в 20—22 ккал/см^2 · мес в поясах высокого давления северного и южного полушарий. Мы называем эти районы «зонами экстраинсоляции». Известно, что C_4-растения обладают исключительными адаптивными возможностями при расселении во всех районах, кроме холодно-умеренных поясов. Поэтому многие C_4-злаки имеют пантропическое распространение, но анцестральные их ареалы обязательно связаны с «зонами экстраинсоляции».

На территории Средней Азии изолиния 20 ккал/см^2 · мес очерчивает границы крупнейших пустынь Каракумы и Кызылкумы с господствующими видами-эдификаторами — C_4-растениями: *Haloxylon ammodendron* (С. А. Меу.) Bunge, *H. persicum* Bunge ex Boiss., *Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., видами рода *Calligonum*.

Неожиданно точные совпадения ареалов сотен видов C_3- и C_4-растений с внешними и внутренними границами изолиний наибольших значений величин суммарной солнечной радиации мы обнаружили для маревых и злаков в Австралии (рис. 1—3). Формирование этих ареалов на территории Австралии может служить иллюстративной моделью эволюции C_4-синдрома. Особая значимость анализа австралийских материалов по C_4-синдрому связана с обилием исследованных C_4-растений: ни одна ботаническая школа, кроме австралийской, не располагает таким количеством изученных C_4-видов.

Эволюция C_4-синдрома у *Chenopodiaceae* и *Poaceae* в Австралии

Круговые линии зон высокого давления на австралийском континенте, совпадающие с изолиниями суммарной солнечной радиации 22 ккал/см^2 · мес (рис. 1), идеально отражают сезонное завершение формирования структуры летних антициклонов в декабре, когда воздух над серединой антициклона опускается к земле, нагревается и расходится по кругу от центра. Основная изолиния 20 ккал/см^2 · мес зависит от особенностей геоморфологии австралийской платформы, в ее контуре очевидна связь с развитием ландшафта. Например, восточная часть изолинии проходит по Большому водораздельному хребту и долине р. Муррей на юге.

Расположение на австралийском континенте контуров с суммарной солнечной радиацией 20 и 22 ккал/см^2 · мес наглядно демонстрирует значимость этих величин для формирования C_4-синдрома, т. е. величины в 18 ккал/см^2 · мес недостаточно для его образования. При этом первостепенное значение имеют не только особенности семейств растений, например маревых или злаков (рис. 1—3), но очевидна адаптивная реакция их одинаковых пластидных генов.

Для иллюстрации (рис. 1, 2) мы использовали работу P. Hattersley (1983) по распространению австралийских эндемичных C_4-злаков (540 видов) и C_3-злаков

(289 видов). Hattersley (1983) не мог найти объяснение, почему наибольшее число видов C_4-злаков наряду с аридными районами обнаружено на жаркой и влажной территории на крайнем северо-востоке континента. Весь добротный материал, собранный Hattersley (1983), легко объясняется эволюционными процессами, происходящими в зависимости от распределения величин суммарной радиации. Прежде всего абсолютное большинство C_3-злаков обитает на крайних юго-востоке и юго-западе Австралии, а также в Тасмании южнее изолинии 20 ккал/см^2 · мес (рис. 2). На юго-востоке континента и в Тасмании расположены реликтовые ареалы C_3-злаков. Некоторые виды по шкале Hattersley (рис. 2) для числа C_3-злаков на юго-востоке континента попадали внутрь изолинии 20 ккал/см^2 · мес за счет формального обсчета административных районов, и поэтому они могут быть перенесены за внешние границы изолинии.

В пределах изолиний 20—22 ккал/см^2 · мес находятся центры формирования наиболее продвинутых видов C_4-злаков (рис. 1). Что же касается высоких значений встречаемости C_4-злаков в субтропических и тропических районах Австралии — это закономерный процесс экспансии C_4-растений из «зон экстраинсоляции» и формирования в последующем пантропических ареалов их родовых группировок.

Сходные закономерности обнаружены в формировании ареалов C_4-видов маревых (*Chenopodiaceae*) (рис. 3). Абсолютное большинство из 66 известных на континенте видов лебеды (*Atriplex*) имеют C_4-синдром, и их ареалы сформировались в пределах изолинии 20 ккал/см^2 · мес. На крайних юго-западной и юго-восточной территориях южнее изолинии 20 ккал/см^2 · мес распространены более архаичные C_3-растения, например *A. australasica* Moq. и *A. exilifolia* F. Muell., или реликтовые галофиты, например *A. cinerea* Poir. Весьма существенно, что на Тасмании лебеда представлена лишь C_3-видами (*A. australasica* и др.), что может свидетельствовать о том, что Тасмания является частью анцестрального ареала формирования рода. Однако южнее изолинии 20 ккал/см^2 · мес могут встречаться заносные C_4-виды, например *A. prostrata* Boucher ex DC. из Европы или специально расселяемые местные пастбищные виды (*A. semibaccata* R. Br.).

Формирование анцестральных таксонов C_4-растений среди C_3-растений

Уникальные ультраструктурные особенности «кранц-анатомии» C_4-растений с венечными клетками мезофилла вокруг хлорофиллоносной обкладки проводящих пучков проявляют сходство с «апопластными» растениями в структурной организации контактов мезофилла и флоэмы и физиологии транспорта ассимилятов из листа (Гамалей, 1990). Кранц-анатомия была описана в этой работе как один из специализированных вариантов апопластной организации. C_4-фотосинтетический метаболизм не был отмечен ни в одной из групп симпластных растений. Встречаемость в одном роде видов апопластных C_3- и C_4-растений привела нас к естественному предположению об общности анцестральных макротаксонов этих различных по фотосинтетическому метаболизму растений.

Важными методами филогенетического анализа явились исследования хлоропластного гена rbcL (Chase et al., 1993) и 18s рибосомальной ДНК (Soltis et al., 1997). Применяя формальное объединение семейств растений в подклассах, предложенное в этих работах, мы получаем компактное распределение всех 20 семейств с C_4-растениями и основной части апопластных двудольных всего в 4 группах (подклассах). Вероятно, только в этих группах следует ожидать выявления новых семейств с C_4-растениями.

Особенности распределения C_4-растений по основным группам макротаксонов

Magnoliopsida (Dicotyledones)

Caryophyllidae: *Aizoaceae, Amaranthaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Molluginaceae, Nyctaginaceae, Polygonaceae, Portulacaceae.* В этот подкласс входит самое большое (8) число семейств со значительным разнообразием родов, имеющих C_4-растения. Несмотря на принадлежность к 2 порядкам, все они обнаруживают связи с самым архаичным семейством подкласса — *Phytolaccaceae* или его производными (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997). При всем многообразии жизненных форм в тропических и субтропических областях кариофиллиды имеют общую стратегию адаптаций к засушливому климату. Среди них C_4-растения из семейств *Aizoaceae* и *Chenopodiaceae* доминируют во всех мировых центрах происхождения C_4-метаболизма в Австралии, Азии, Америке и Африке. Они освоили самые экстремальные условия ультрааридных пустынь мира.

Dilleniidae* и *Rosidae: *Brassicaceae, Capparaceae, Euphorbiaceae, Zygophyllaceae.* В этой группе семейств выделяется богатством C_4-видов и их доминированием в пустынях мира широко распространенный род цветковых *Euphorbia.* Остальные семейства имеют единичные роды с немногими C_4-растениями.

Asteridae* и *Lamiidae: *Asteraceae, Acanthaceae, Asclepiadaceae, Boraginaceae, Scrophulariaceae.* Самая молодая группа семейств включает немногочисленные C_4-растения. Исключение составляют сложноцветные; но даже в этом семействе C_4-метаболизм выглядит случайным феноменом. Эволюционный процесс формирования генома предковых форм *Asteraceae* в южном полушарии проходил при резком обострении климатического режима в палеогене (Stuessy et al., 1996). Как уже упоминалось, C_4-растения имеют высокий температурный оптимум фотосинтеза, возможно поэтому у предков *Asteraceae* подобные преадаптации не возникли в эволюции гена rbcL.

У видов сем. *Asteraceae* один из самых высоких показателей фотосинтеза (Герасименко, Заленский, 1973). Для стимулирования роста в условиях дефицита воды или необходимых температур сложноцветные накапливают фруктаны — полимеры фруктозы.

Liliopsida (Monocotyledones)

Liliidae: *Asphodelaceae, Cyperaceae, Poaceae.* Только в 2 семействах (*Poaceae* и *Cyperaceae*) однодольных сосредоточено исключительное многообразие родов и видов C_4-растений. Поражает сходство эволюционных этапов формирования C_4-синдрома у маревых и злаков.

Особо следует выделить общность формирования вариантов кооперативного фотосинтеза у двудольных и однодольных растений, что может быть объяснено параллельными процессами в эволюции хлоропластного гена rbcL в анцестральном ареале на одних и тех же этапах геологического времени.

Вопросы происхождения и эволюции C_4-синдрома

Публикации результатов первых исследований по ископаемым материалам C_4-синдрома в 90-е годы вызвали острую дискуссию. Фоссилии млекопитающих, особенно эмаль зубов, идеально фиксируют появление C_4-растений в палеонтологической летописи по изотопной дискриминации $\delta\ ^{13}C/^{12}C$ в пределах 12.5±1.2 ‰ (Morgan et al., 1994). Но случай привел первые 2 американские группы исследователей на раскопки однотипных по происхождению материалов из афроазиатского коридора миграции мегафауны в Кении (Tugan Hills) и Пакистане (Siwaliks) (Cerling et al.,

1993; Morgan et al., 1994). Составы фауны стадных животных незначительно различались в обоих пунктах, а первые следы C_4-растений были обнаружены в эмали зубов слонов и носорогов в Кении — возраст 15.3 млн лет (Morgan et al., 1994). Особенно поразило палеонтологов преобладание в их материалах C_4-растений в конце миоцена. Авторы отмечают промежуток от 8 до 6 млн лет (Cerling et al., 1993, 1998), но в таблицах хорошо читается даже граница мессиния (6.7 млн лет), принятая в международной шкале. T. Cerling с соавт. (1993, 1998) выдвигают гипотезу о глобальной экспансии C_4-растений из-за предполагаемого уменьшения углекислоты в атмосфере, а также говорят о глобальном изменении состава фауны при перестройке кормовых ресурсов в миоцене—плиоцене.

Все это привело к жесткой дискуссии на страницах журнала «Nature» (Cerling et al., 1998; Köhler et al., 1998). Оппоненты заявили (Köhler et al., 1998), что вообще не нашли следов C_4-растений в фоссилиях животных в Европе (Испания).

Действительно, если бы американскими палеонтологами были изучены фоссилии животных на незначительном расстоянии от афроазиатского «C_4-коридора», например в нескольких километрах от Siwaliks по левобережью Инда, то следов C_4-синдрома также не было бы обнаружено.

На территории крупнейших сахаро-туранских пустынь существуют значительные по площади хиатусы в ареалах древних родов симпластных растений, например *Quercus*, занятые C_4-доминантами. Основной причиной разрушения лесных формаций на этих территориях в миоцене—плиоцене было воздействие на экосистемы крупных позвоночных животных, создававших ценозы, напоминающие современные восточноафриканские саванны, но с преобладанием и большим таксономическим разнообразием гигантских (массой более 1 т) животных. Стабильно очень высокие плотности популяций этих животных при отсутствии уравновешивающего пресса крупных хищников оказывали огромное влияние на экосистемы, являясь их эдификаторами (Kingdon, 1979; Пучков, Кульчицкий, 1995). Разрушение древесного покрова крупными животными в миоцене—плиоцене поддерживало условия открытых саванноподобных ландшафтов на огромных равнинах Африки, Азии и Северной Америки. На этих равнинах формировались пояса высокого давления с максимальной величиной (20 ккал/см^2 · мес) суммарной радиации, в изолиниях которой вытеснялись C_3-растения.

Географическое распределение максимальных величин суммарной радиации связано с очень малой облачностью на территории в период наибольших средних высот солнца в соответствующих полушариях в июне и декабре. Поэтому пониженные значения суммарной радиации приурочены к районам повышенной облачности (Атлас..., 1963; Будыко, 1977), т. е. территориям с лесными формациями или муссонным климатом и полным отсутствием эндемичных C_4-растений.

Происхождение C_4-синдрома имеет общие закономерности для всех цветковых растений и связано с длительным периодом среднемиоценового похолодания и аридизации климата (16.3—13.5 млн лет назад). Эволюционная радиация родовых таксонов C_4-растений начинается с распространения аспартатных форм в середине миоцена. Массовое появление новых доминантов аридных формаций и формирование сукцессионных систем совпадают с нижней границей мессиния (6.7 млн лет назад).

Малатные C_4-растения отражают последний прогрессирующий этап в формировании ценозов пустынь. Малатные эдификаторы — наиболее устойчивые строители пустынных сообществ. Известно, что малатный вариант C_4-синдрома более адаптирован к низким температурам, чем аспартатный вариант (Гамалей и др., 1992). Поэтому вероятное время появления малатного варианта — поздний «холодный» плиоцен (пьяченций) — 3.4—1.64 млн лет назад, когда похолодания захватили даже тропические районы.

Таким образом, эволюция C_4-синдрома имеет прямое отношение к истории пустынь.

C_4-синдром как индикатор истории пустынь

А. Г. Бабаев с соавт. (1986) под термином «пустыни» понимают области с такими чертами аридности, за которыми начинается «полное разрушение биологической жизни ландшафта» (!). Но мы полагаем, что именно с уровня 20 ккал/см^2 · мес только начинается эволюция биологического разнообразия жизненных форм C_4-растений и эволюционная радиация из родовых группировок. В сущности мы присутствуем в самом начале эволюции C_4-синдрома. Площади пустынь и полупустынь занимают более 30 % территории суши (Петров, 1973; Бабаев и др., 1986), а C_4-синдром, наблюдаемый нами, — своего рода «пробный» этап в эволюции хлоропластного гена rbcL, которому, как полагают, 350 млн лет (Chase et al., 1993). Ошибочными также мы считаем расчеты биоценологов (Будыко, Ефимова, 1968), считавших, что величина коэффициента использования фотосинтетически активной солнечной радиации в ежегодном приросте биомассы в пустынях падает до 0.2—0.1 %. Уже в 1970 г. стали известны особенности фотосинтетического пути Хэтча—Слэка: C_4-растения гораздо эффективнее поглощают двуокись углерода, чем C_3-растения (Hach, Slack, 1970). Малатные пустынные растения характеризуются наивысшими величинами интенсивности фотосинтеза, достигая рекордной продуктивности (Гамалей и др., 1992). Изолинии 20—22 ккал/см^2 · мес связаны с эволюцией ландшафтов и геоморфологией континентальных структур, поэтому четко определяют границы пустынных территорий. Сукцессионные группировки C_4-растений являются зональными индикаторами аридных систем.

Существенно, однако, что облик современных пустынь не имеет ничего общего с обликом доплейстоценовых пустынь. При этом губительное влияние на аридные ценозы оказали не четвертичные похолодания, а разрушительная деятельность человека: регулярное истребление стадных животных и использование огня (особенно катастрофическое в зонах антициклонов).

Экосистемная эволюция: роль C_4-синдрома в формировании эдификаторов аридных формаций

Тип метаболизма эдификаторов аридных формаций может свидетельствовать о возрасте ценотических группировок и формировании сукцессионных систем. Приведем лишь несколько примеров C_4-эдификаторов самых крупных аридных формаций.

Внетропические пустыни. Саксаульники и кустарниковые пустыни свойственны в основном песчаным массивам Центральной Азии и Аравии (Родин, 1984). Наиболее крупные площади занимают пустыни Каракумы и Кызылкумы. Господствующие виды-эдификаторы — малатные маревые: *Haloxylon ammodendron*, *H. persicum*, *Salsola richteri*, *Halothamnus subaphyllus* (C. A. Mey.) Botsch. В пределах этих формаций выделяются «леса пустыни» — черносаксаульники (сообщества *Haloxylon ammodendron*). В этом типе малатные маревые господствуют как среди низких полукустарничков (*Salsola arbuscula* Pall., *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth.), так и среди однолетних растений (*Kochia odontoptera* Schrenk, *Londesia eriantha* Fisch. et C. A. Mey.). Но в этих сообществах очень обычен аспартатный *Caroxylon orientale* (S. G. Gmel.) Tzvel., широко распространенный и южнее. Миоценовые по происхождению аспартатные виды рода *Caroxylon* вошли в состав эдификаторов современных пустынь, но сохранили черты «ценофобов», произрастая на нарушенных или малопригодных для малатных растений щебнистых или глинистых участках, например в белосаксаульниках (сообщества *Haloxylon persicum*) иранской пустыни Деште-Кевир.

Сахаро-аравийские злаково-кустарниковые пустыни. Здесь господствуют малатные злаки высокоспециализированной трибы *Aristideae*. Аристиды входят в состав эдификаторов также и тропических пустынь — сахаро-нубийских и южноафриканских.

Еще одна наиболее специализированная триба настоящих злаков — бородачёвниковые (*Andropogoneae*) — очень характерна для саванн и саванноподобных группировок растительности в тропиках и субтропиках обоих полушарий (Цвелев, 1987). Для видов трибы также характерен малатный C_4-синдром (Гамалей, Вознесенская, 1986; Пьянков и др., 1992).

Аридные сообщества Нового Света. Аспартатный тип C_4-метаболизма преобладает среди маревых и злаков-эдификаторов. Злаки аспартатного подсем. *Chloroidea* (*Chlorideae*, *Eragrostideae*) доминируют на обширных территориях низкотравных саванн и прерий Северной Америки. Малатная триба *Andropogoneae* представлена меньшим разнообразием, чем в восточном полушарии (Цвелев, 1987).

Оценка C_4-синдрома в таксономии и филогении растений

Появление уникального адаптивного признака, каким является C_4-синдром, не было оценено в полной мере систематиками. При широком использовании в филогенетических схемах исследований пластидных генов не принимаются во внимание этапы формирования C_4-синдрома как результата существенного изменения в эволюции исследуемого пластидного гена. Переход на новый биохимический тип метаболизма приводит не только к новым ароморфозам, но и ускоряет темпы эволюционной радиации появляющихся родов. В частности, в новой интерпретации филогении злаков (*Poaceae*) (Hilu et al., 1999) на основе изучения пластидного гена matK выделено 26 триб в 9 подсемействах. Эволюционная радиация наиболее процветающих в тропиках и субтропиках подсемейств *Arundinoidea*, *Chloroidea* и *Panicoidea* связана с новой стратегией — физиологической и биохимической направленностью эволюции «аспартатных» или «малатных» триб. Направленный переход от аспартатного варианта к малатному и необратимость эволюционных процессов могут свидетельствовать о связях между таксонами и их филогенетическом возрасте.

Типы C_4-синдрома (Гамалей, 1985; Гамалей, Вознесенская, 1986) могут служить важными таксономическими признаками на разных уровнях — от секции до подсемейства — в зависимости от роли этого метаболизма в эволюции семейства. Так, тип метаболизма подтверждает обоснованность первых этапов ревизии (Цвелёв, 1993) полиморфного рода *Salsola* L. s. l. (Бочанцев, 1970, 1974, 1976) и выделения Н. Н. Цвелёвым (1993) родов *Caroxylon*, *Neocaspia*, *Xylosalsola*. Однако такая ревизия не принимается физиологами и анатомами растений (P'yankov et al., 1997) из-за традиционного представления о возможной реверсии от C_4- к C_3-метаболизму. Эта ошибочная трактовка реверсии служит обоснованием для принятия рода *Salsola* в очень широких границах. Вот почему следует остановиться на 2 методических приемах в работах физиологов и анатомов растений, которые являются существенным тормозом в использовании C_4-синдрома в таксономических работах.

Гипотеза R. C. Carolin с соавт. (1975) создала устойчивый миф, основанный только на предположении факта реверсии кранц-анатомии у *Salsola webbii* Moq. и видов рода *Sympegma*. Однако эти растения не имели кранц-анатомии и не получали эволюционной возможности формирования C_4-синдрома. Такие роды, как *Krascheninnikovia*, *Rhaphidophyton* и *Sympegma*, оказались в условиях пониженных температур при континентализации и общем поднятии районов Центральной Азии и Гималаев.

Вторым ошибочным аргументом при оценке неустойчивости как C_4-фотосинтетического метаболизма, так и коронарной анатомии служат работы по гибридизации C_3- и C_4-видов (Bjorkmann et al., 1971; Huber et al., 1989). Лабораторные опыты O. Bjorkmann по гибридизации C_3- и C_4-видов *Atriplex*, широко цитируемые в мировой литературе, по моему мнению, не могут считаться корректными при оценке гибридов между разными по филогенетическому возрасту видами лебеды. Все они оказались неустойчивыми в лабораторных условиях. На примере австралийских видов лебеды (рис. 3) можно видеть, что в природе такая гибридизация невозможна: в процессе формирования C_4-видов рода *Atriplex* в границах изолинии 20 ккал/см^2 · мес все C_3-виды этого рода элиминируют.

Коэволюция специализированных насекомых-олигофагов и C_4-растений

Всего 3 семейства растений в аридных районах Палеарктики выделяются по числу специализированных потребителей — насекомых-олигофагов: *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Fabaceae* (Федотова, 1992; Фалькович, 1996, 1997). Как эдификаторы пустынных климаксовых группировок маревые сосредотачивают основную массу насекомых. При этом самое большое число олигофагов-галлиц (Cecidomyiidae, Diptera) встречается на малатных маревых из родов *Anabasis*, *Haloxylon*, *Kochia*, видов *Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv., *Xylosalsola arbuscula* (Pall.) Tzvel. и др. и аспартатных — *Caroxylon orientale* (S. G. Gmel.) Tzvel. И в Северной Америке галлицы развиваются в основном на C_4-видах маревых. Регулярные вспышки массового размножения насекомых (клопов, цикадок, тлей, жуков, чешуекрылых) как компонентов саксаулового леса привлекают различных позвоночных (рептилий, птиц, грызунов и др.) (Насекомые..., 1975). Малатные маревые образуют самые сложные консорции в экосистемах пустынь и полупустынь. Каждая группа насекомых-фитофагов имеет еще более разнообразную фауну паразитов, хищников и инквилинов.

Заключение

Происхождение C_4-синдрома фотосинтеза связано прежде всего с изменением климата в среднем и позднем миоцене. Это происходит при увеличении продолжительности периодов похолоданий, усилении аридизации и резко выраженной климатической зональности. Наличие первых следов ископаемых C_4-растений (15.3 млн лет назад) в фоссилиях растительноядных животных совпадает с резким переходом к глобальному похолоданию, завершению покровного оледенения Антарктиды. Что касается равнинных территорий, то с разрушением лесных формаций в результате деятельности мегафауны над ними формируются пояса высокого давления и устанавливаются максимальные значения суммарной солнечной радиации. Данные условия определяют становление пустынного режима. До этого времени настоящих пустынь не было в кайнозое.

Изолинии максимальных месячных величин суммарной солнечной радиации в 20 ккал и 22 ккал/см^2 · мес связаны с развитием ландшафтов и определяют поэтому границы пустынных территорий. Контуры анцестральных ареалов C_4-растений совпадают с контурами этих изолиний. Величина в 18 ккал/см^2 · мес недостаточна для образования C_4-синдрома: в границах изолиний 18 ккал эволюционируют симпластные и апопластные эдификаторы различных ксерофильных формаций. В пределах изолиний 20 ккал и 22 ккал/см^2 · мес — «зон экстраинсоляции» — происходит вымирание симпластных и части апопластных C_3-эдификаторов и освобождается ниша для формирования сукцессионных группировок C_4-растений, которые становятся зональными индикаторами пустынных сообществ. Малатные C_4-растения отражают последний прогрессирующий этап в формировании ценозов пустынь, это наиболее устойчивые строители пустынных сообществ. Но первыми эдификаторами были аспартатные C_4-растения, массовое появление которых совпадает с нижней границей мессиния (6.7 млн лет назад). Переход на следующий этап биохимического метаболизма, от аспартатного к малатному типу, приводит не только к новым ароморфозам, но и ускоряет темпы эволюции появляющихся родов. Малатные пустынные растения характеризуются наивысшими величинами интенсивности фотосинтеза, достигая рекордной продуктивности. В эволюции пустынной биоты можно ожидать появления не только новых вариантов C_4-фотосинтетического метаболизма, но и новых таксонов с C_4-растениями.

Встречаемость в одном роде C_3-апопластных растений и C_4-растений привела нас к естественному предположению об общности анцестральных макротаксонов этих первоначально апопластных растений. Используя схемы филогенетического анализа,

построенные на основе нуклеотидных последовательностей хлоропластного гена rbcL, мы получаем компактное распределение всех 20 семейств с C_4-растениями и основной части апопластных двудольных всего в 4 группах (подклассах) цветковых. Только в этих группах возможно появление сведений о новых C_4-растениях.

Существенным тормозом в использовании C_4-синдрома в таксономических работах являются 2 традиционных методических подхода в работах физиологов и анатомов растений: допущение возможности реверсии кранц-анатомии, ставшее устойчивым мифом, и постановка опытов по гибридизации C_3- и C_4-видов с детальным анализом не существующих в природе гибридов. Для оценки результатов этих подходов следует использовать правило необратимости процессов и канализованности биохимической эволюции C_4-синдрома.

C_4-растения играют важную роль в эволюции пустынных биот. Как эдификаторы пустынных климаксовых группировок в Палеарктике маревые обеспечивают коэволюционный процесс значительной части насекомых-фитофагов. Коэволюция специализированных насекомых в пустынях Палеарктики связана прежде всего с фитопластными растениями. Существенная роль принадлежит этим насекомым в качестве кормового ресурса позвоночных животных — следующего звена консорций.

В связи с обнаружением влияния максимальных величин суммарной солнечной радиации на эволюционные процессы C_4-синдрома могут представлять интерес селекционные работы с C_4-культурными растениями в зонах экстраинсоляции.

Автор благодарен Ю. В. Гамалею и Н. Н. Цвелёву за предоставленную возможность обсуждения текста статьи, а также выражает искреннюю признательность С. Г. Жилину за постоянную поддержку и помощь в развитии идей, представленных в настоящей публикации. Публикуемые материалы являются частью совместных исследований с М. И. Фальковичем по изучению системы и классификации маревых. Автор выражает глубокую благодарность М. И. Фальковичу за критическое прочтение рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас теплового баланса земного шара / Под ред. М. И. Будыко. М., 1963. I—V; 69 табл.

Бабаев А. Г., Дроздов Н. Н., Зонн И. С., Фрейкин З. Г. Пустыни. М., 1986. 318 с.

Бочанцев В. П. Malpigipila Botsch. — новая секция рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. Л., 1970. Т. 6. С. 45—52.

Бочанцев В. П. Виды подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. Л., 1974. Т. 11. С. 110—171.

Бочанцев В. П. Обзор видов секции *Cocosalsola* Fenzl рода *Salsola* // Новости сист. высш. раст. Л., 1976. Т. 13. С. 74—102.

Будыко М. И. Глобальная экология. М., 1977. 327 с.

Будыко М. И., Ефимова Н. А. Использование солнечной энергии природным растительным покровом на территории СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 10. С. 1384—1389.

Гамалей Ю. В. Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1302—1313.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В., Вознесенская Е. В. Структурно-биохимические типы C_4-растений // Физиология растений. 1986. Т. 3. Вып. 4. С. 802—819.

Гамалей Ю. В., Глаголева Т. А., Кольчевский К. Г., Чулановская М. В. Экология и эволюция типов C_4-синдрома в связи с филогенией семейств *Chenopodiaceae* и *Poaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 1—12.

Герасименко Т. В., Заленский О. В. Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений о-ва Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1655—1666.

Зубаков В. А. Глобальные климатические события неогена. Л., 1990. 223 с.

Карпилов Ю. С. Распределение радиоактивного углерода C^{14} среди продуктов фотосинтеза кукурузы // Тр. Казан. с.-х. ин-та. 1960. Т. 41. Вып. 1. С. 15.

Ковалев О. В. Географические и ценотические особенности анцестрального ареала предков человека (сем. Hominidae s. str.) // Научное приборостроение. СПб., 1998а. Т. 7. № 1-2, прил. 1. С. 56—57.

Ковалев О. В. Родословное древо антропоидов инфраотряда Catarrhini и формирование семейства Hominidae s. str. // Академические научные школы Санкт-Петербурга. К 275-летию Академии наук. СПб., 1998б. С. 142—164.

Ковалев О. В., Жилин С. Г. Позднемиоценовая миграция аридных экосистем из Азии в Африку и формирование биоты ранних Hominidae // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл., представленных II(X) съезду РБО. СПб., 1998. Т. 2. С. 234—235.

Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса / Под ред. Б. М. Мамаева, Ф. Н. Правдина. М., 1975. 224 с.

Петров М. П. Пустыни земного шара. Л., 1973. 435 с.

Пучков П. В., Кульчицкий А. Г. Раннемиоценовая драма: мастодонты против индрикотериев // Вестн. зоологии. 1995. № 4. С. 54—62.

Пьянков В. И., Кузьмин А. Н., Демидов Э. Г., Маслов А. И. Разнообразие биохимических путей фиксации CO_2 у растений семейств *Poaceae* и *Chenopodiaceae* аридной зоны Средней Азии // Физиология растений. 1992. Т. 39. Вып. 4. С. 645—657.

Родин Л. Е. Биологическая продуктивность растительности пустынной зоны СССР // Ресурсы биосферы пустынь Средней Азии и Казахстана. М., 1984. С. 29—47.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Фалькович М. И. Пищевые связи чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae). I // Энтомол. обозр. 1996. Т. 75. Вып. 4. С. 732—755.

Фалькович М. И. Пищевые связи чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae). II // Энтомол. обозрение. 1997. Т. 76. Вып. 3. С. 521—534.

Федотова З. А. Пищевая специализация галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) Казахстана // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). СПб., 1992. С. 179—182.

Цвелёв Н. Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л., 1987. 75 с. (Комаровские чтения, 37).

Цвелёв Н. Н. Заметки о маревых (*Chenopodiaceae*) Восточной Европы // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 1. С. 78—85.

Bjorkmann O., Nobs M., Pearcy R. et al. Characteristics of hybrids between C_3 and C_4 species of *Atriplex* // Photosynthesis and photorespiration / Ed. by M. D. Hatch, C. B. Osmond, R. O. Slatyer. New York, 1971. P. 105—119.

C_4 photosynthesis: 30 (or 40) years / Ed. by *S. von Caemmerer* and *Furbank T.* // Australian J. Plant Physiol. 1997. Vol. 24. N 4.

Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. Leaf structure in *Chenopodiaceae* // Bot. Jahrb. 1975. Bd 95. H. 2. S. 226—255.

Cerling T. E., Harris J. M., McFadden B. J. et al. Miocene/Pliocene shift: one step or several? // Nature. 1998. Vol. 393. N 6681. P. 127.

Cerling T. E., Wang Y., Quade J. Expansion of C_4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the late Miocene // Nature. 1993. Vol. 361. N 6410. P. 344—345.

Chase M. W., Soltis D. E., Olmstead R. G. et al. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene rbcL // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 3. P. 528—580.

Hatch M. D., Slack C. R. The C_4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis // Progress in phytochemistry / Ed. by L. Reinhold and Y. Liwschiitz. Intersciences Publ. London, 1970. Vol. 2. P. 35—106.

Hattersley P. W. The distribution of C_3 and C_4 grasses in Australia in relation to climate // Oecologia (Berl.). 1983. Vol. 57. N 1-2. P. 113—128.

Hilu Kh. W., Alice L. A., Liang H. Phylogeny of *Poaceae* inferred from matK sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1999. Vol. 86. N 4. P. 835—851.

Huber S. C., Brown R. H., Bouton J. H., Sternberg L. CO_2 exchange, cytogenetics and leaf anatomy of hybrids between photosynthetically distinct *Flaveria species* // Plant Physiol. 1989. Vol. 89. P. 839—844.

Kingdon J. East African mammals. London, 1979. Vol. 3. Pt B. 436 p.

Köhler M., Moyà-Solà S., Agusti J. Miocene/Pliocene shift: one step or several? // Nature. 1998. Vol. 393. N 6681. P. 126.

Kovalev O. V. Co-evolution of the tamarisks (*Tamaricaceae*) and pest arthropods (Insecta; Arachnida: Acarina), with special reference to biological control prospects // Proc. Zool. Inst. RAS. 1995. Vol. 259. P. I—VIII, 1—109 (PENSOFT Publ., Sofia; Moscow; St. Petersburg).

Kovalev O. V., Zhilin S. G. The evolution of Hominidae // Intern. Organization Paleobotany Newsletter. Vol. 62. December 1997. P. 6—7.

McClintock B. Chromosome organization and genic expression // Cold Spr. Harb. Quant. Biol. 1951. Vol. 16. P. 13—17.

Morgan M. E., Kingston J. D., Marino B. D. Carbon isotopic evidence for the emergence of C_4-plants in the Neogene from Pakistan and Kenye // Nature. 1994. Vol. 367. N 6459. P. 162—164.

P'yankov V. I., Voznesenskaya E. V., Kondratschuk A. V., Black C. C. A comparative anatomical and biochemical analysis in *Salsola* (*Chenopodiaceae*) species with and without a Kranz type leaf anatomy : A possible reversion of C_4 to C_3 photosynthesis // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 5. P. 597—606.

Raghavendra A. S., Das V. S. R. The occurrence of C_4 photosynthesis: a supplementary list of C_4-plants // Photosynthetica. 1978. Vol. 12. N 2. P. 200—208.

Sage R. F., Monson K. K. C_4-plant biology. San Diego, Calif. USA. 1998. XI + 596 pp.

Soltis D. E., Soltis P. S., Nickrent L. A. et al. Angiosperm phylogeny inferred from 18s ribosomal DNA sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1997. Vol. 84. N 1. P. 1—49.

Stuessy T. F., Sang T., DeVore M. L. Phylogeny and biogeography of the subfamily Barnadesioideae with implications for early evolution of the *Compositae* // *Compositae*: Systematics / Ed. by D. J. N. Hind, H. J. Beenntje. Proc. Intern. Compositae Conference. Kew, 1996. Vol. 1. P. 463—490.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Wilson P. G. Chenopodiaceae // Flora of Australia. Notley, 1984. Vol. 4. P. 81—93.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург
E-mail: kov@zisp.spb.su

Получено 5 VII 2000

SUMMARY

The origin of C_4 photosynthetic pathways is related to the intensification of glacialpsychrospheric regime in the Miocene and to maximal values of total solar radiation, established in the anticyclone zones. Not annual but monthly values of total solar radiation associated with seasonal vegetation are of first importance. Ancestral distribution ranges of C_4 plants coincide with the present pattern of maximal monthly values of total solar radiation of 20 and 22 Kcal/cm^2 per month, responsible for the desert regime formation. True deserts appeared only in the middle of Miocene. The value of 18 Kcal/cm^2 per month is not sufficient for the establishment of C_4 syndrome. Mass C_4 plants appearance coincides with the lower boundary of the Messinian (6.7 mya). NADP-ME C_4 plants are a progressive stage in the desert coenoses formation. Succession groups of C_4 plants are zonal indicators of arid systems. Transfer to a new biochemical metabolic type not only leads to a new aromorphosis, but also accelerates the rate of evolutionary radiation of new genera. Twenty C_4 angiosperm plants families were arranged into four groups basing on relationship of apoplast and C_4 plants ancestral macrotaxa. One might expect to find new C_4 plant families within these four groups. C_4 pathway could not appear among symplast plants. The study was conducted using phylogenetic analysis of rbcL gene. C_4 plants originated from C_3 plants within the «zones of extrainsolation» restricted by isolines of 20 and 22 Kcal/cm^2 per month, where symplast and partly apoplast plants became extinct.

УДК 581.821 : 582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 6. *RUBEAE* AND *ADENOSTOMEAE* (*ROSOIDEAE*)

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ КОРЫ И ВТОРИЧНОЙ *ROSACEAE*. 6. *RUBEAE* И *ADENOSTOMEAE* (*ROSOIDEAE*)

Cortex and phloem anatomy of annual and perennial stems and rhizomes is described in 7 *Rubus* and 1 *Adenostoma* species. The structural patterns are rather variable in *Rubus* but they correlate neither with growth habits nor with taxonomy of the species. The separation of *Rubacer* from other *Rubus* members is not confirmed. The some similarities between the tribes *Rubeae* and *Potentilleae* are presented. The tribe *Adenostomeae* is established to be distantly related with the tribe *Cercocarpeae*.

Key words: cortex, secondary phloem, *Rosoideae*.

The article is a continuation of serial researchs of rosaceous cortex and bark anatomy to have an insight into the subfamiliar classification of the family. We adhere to A. Takhtajan's (1987) version of rosaceous classification here just as we did in our previous articles.

Takhtajan (1987) followed G. Schulze-Menz (1964) in considering the two tribes monotypic. The standpoint was later confirmed by C. Kalkman (1988) and G. Hegi (1995) as well. *Rubus* and *Adenostoma* were traditionally regarded (Focko, 1894) to belong to tribes *Potentilleae* (as a member of monotypic subtribe *Rubinae*) and *Cercocarpeae*, respectively. Takhtajan (1997) raised *Rubeae* up to subfamily *Rubioideae* and transfered *Adenostomeae* to the subfamily *Spiraeoideae* in his latest version of *Rosaceae* taxonomy.

Rubus species vary from erect tall shrubs with perennial branches through erect or creeping shrubs with biennial branches (proto-hemicryptophyte by Raunkiaer, 1907) to rhizomatous herbs with or without stolons. Few *Adenostoma* species are invariably perennially-branched shrubs. Both the cortex and the bark of the two genera have been anatomically scrutinized.

Materials and methods

Annual and perennial branches of shrubs and aerial shoots, stolons, and rhizomes of herbs were sampled for investigation. The samples were taken from living plants grown in the Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University (*Rubus deliciosus* Torr., *R. odoratus* L., *R. turkestanicus* (Regel) Regel) or dwelling their natural habitats near 50 km west to Moscow (*R. idaeus* L., *R. saxatilis* L.). The living branches of *Adenostoma fasciculatum* Hook. et Arn. were provided by Dr. J. L. S. Keesing, Royal Botanic Gardens, Kew. We used branch fragments of herbarium specimens of *Rubus steudneri* Schweinf. gathered in Bale Mountains National Park, Ethiopia, by Dr. V. N. Pavlov, Lomonosov Moscow State University.

All material sampled from living plants was fixed with 70 % (v/v) ethanol. The voucher fragments were softened with an ethanol—glycerol—water (1 : 1 : 1) mixture at 30 °C for a month. The plants' fixed and softened pieces were sectioned with the hand razor. The transverse, tangential, and radial slides were processed with either phlorogly-

cinol and hydrochloric acid or with 5 % alcoholic iodine. Thereafter, the slides were embedded in glycerol and examined with light microscope. Measurements were taken directly from the slides with calibrated ocular micrometer. Drawings were prepared using the camera lucida technique.

Results

Tribe *Rubeae*

Rubus deliciosus, R. idaeus, R. odoratus, R. saxatilis, R. steudneri, R. turkestanicus

Stoloniferous rhizomatous herb (*R. saxatilis*), rather tall erect shrub with perennial branches (*R. steudneri*), creeping (*R. deliciosus*) or erect shrubs with biennial branches (others).

Annual stems are quadrangular (*R. odoratus*), 5-ridged (*R. steudneri*, fig. 2, *A*) or roundish (others).

Ordinary epidermis bears more or less numerous unicellular thick-walled subulate trichomes (fig. 1, *B*, *F*) some of which are hooked in *R. odoratus*. The trichomes are much longer in *R. steudneri*. There are glandular emergences among the trichomes (fig. 1, *A*, *B*; 2, *A*). The emergence consists of long multicellular multiseriate stock (fig. 1, *B*, *D*) and roundish multicellular glandular head (fig. 1, *D*).

2- to 5-layered collenchyma of angular or lamellar-angular types is subepidermal in all species (fig. 1, *A*, *F*; 2, *E*) except for *R. idaeus* which has 2-layered chlorenchyma between the epidermis and the chlorenchyma. Inner cortical tissue consists of 4 to 5 layers of parenchyma cells (fig. 1, *A*, *C*, *F*; 2, *E*), those adjoining the collenchyma are darker in *R. turkestanicus* and slightly deformed in *R. steudneri*. The cortical parenchyma contains numerous idioblasts with a druse of calcium oxalate in *R. steudneri* (fig. 2, *B*). The innermost cortical layer develops into starch-bearing endodermis (fig. 1, *F*; 2, *B*).

The stems are eustelic in all studied species (fig. 1, *A*, *F*; 2, *A*, *B*). Protophloem fibres differentiate in clusters which are nearly square (*R. steudneri*, thinner branches — fig. 2, *A*), radially elongated (*R. steudneri*, thicker branches — fig. 2, *B*), and tangentially elongated (other species — fig. 1, *A*, *F*) in transverse section. The fibres are thin-walled in *R. turkestanicus*. Only protophloem fibres are hard phloem elements in annual stem (fig. 1, *A*, *F*; 2, *A*, *B*). The soft phloem is as thick as the protophloem clusters in most species studied and only half as thick as the clusters in *R. steudneri*.

Sieve tube members (fig. 1, *E*) are 10—18 × 80—180 μm (20—30 × 200—300 μm in *R. steudneri*), each member associates with single strand of 2 to 3 companion cells. The sieve plates are always simple, oblique or very oblique in *R. steudneri*. (The simple sieve plates strongly oppose the composed perforate plates in *R. turkestanicus*). The axial parenchyma consists of uniform elongated storing cells (fig. 2, *D*) in all species but *R. odoratus*. The latter has elongated-celled storing parenchyma as well as short-celled crystalliferous one (fig. 1, *E*). Each its cell contains a 7.5 × 12.5 μm druse of calcium oxalate.

2—6-seriate primary rays are heterogeneous in *R. steudneri*, *R. turkestanicus*, homogeneous procumbent-celled in *R. deliciosus*, *R. odoratus*, and homogeneous erect-celled in *R. idaeus*, *R. saxatilis*. The rays lignify between the protophloem clusters in *R. saxatilis* and thicker branches of *R. steudneri* (fig. 2, *B*). All the phloem primary rays lignify in *R. odoratus*. Some primary rays dilate in *R. deliciosus*. Uniseriate secondary rays develop in bi(per)ennial branches of shrubby species (fig. 1, *A*; 2, *C*). Clustered secondary phloem fibres develop in 2 or 3 years in *R. steudneri* (fig. 2, *C*).

Phellogen arises in annual branches just inside the collenchyma in *R. steudneri* (fig. 2, *E*) or in the endodermis in others (fig. 1, *A*, *C*). The phellem consists of 15—20 layers of thin-walled cells; the outermost layers gradually slough off. The phellem is quite

homogeneous in most species studied. It consists of alternating zones of light and red-brown cells. The phellem causes the cortex to slough off.

Very thick phellem of homogeneous thin-walled cells protects the rhizome in *R. saxatilis* (fig. 1, *G*). There is soft secondary phloem under the periderm. The hard elements are lacking. The rays are 2- to 3-seriate.

Tribe *Adenostomeae*

Adenostoma fasciculatum

Erect deciduous shrub with perennial branches.

Annual stem is pubescent with unicellular subulate thick-walled trichomes (fig. 3, *A*). The epidermis is one-layered, external walls of its cells are rather thick while the cuticle is thin (fig. 3, *B*).

The subepidermal collenchyma of angular-lamellar or angular type is discontinuous and varies from 1 to 3 cell layers in width (fig. 3, *A*, *B*). Under the collenchyma there is 3- to 4-layered cortical parenchyma. The innermost cortical layer is an endodermis of thin-walled brown cells (fig. 3, *B*).

The first phellogen arises from the endodermis (fig. 3, *C*). Therefore the cortex falls down with the periderm development.

The stem is eustelic (fig. 3, *A*). The protophloem fibres (fig. 3) compose vascular bundles' «caps» 1—3(4) cells in width. There are no other hard phloem elements in the annual branch (fig. 3, *A*, *D*).

The soft phloem is 0.018 to 0.023 mm thick. All phloem is conducting. Its elements are unevenly walled (fig. 3, *D*). The sieve tubes are about 2 μm in width. Each sieve tube member associates with a single strand of companion cells. Sieve plates are simple, transverse or oblique. Axial parenchyma is rather homogeneous (fig. 3, *D*).

The primary rays are bi-seriate; the secondary rays are uniseriate (fig. 1, *A*).

Biennial branch is protected with ring rhytidome (fig. 4, *A*) which outermost rings gradually abscise. The 5—7-layered phellem consists of uniform thin-walled slightly flattened cells.

The phloem is 0.32—0.35 mm thick; the conducting phloem is 0.07—0.10 mm. The conducting phloem consists of soft elements (fig. 4, *A*, *C*). The sieve tube members are 3 to 4 μm in diameter and by 80 μm in length. Each member associates with a strand of 3 to 4 companion cells. The sieve plates are oblique and have (1)2 sieve areas (fig. 4, *C*). Axial parenchyma is homogeneous (fig. 4, *B*, *D*); the phloem cells usually have unevenly thickened walls (fig. 4, *B*).

In nonconducting phloem, the sieve tubes and companion cells die off to become strips of collapsed elements (fig. 4, *B*) where the cells are indistinguishable. The stereom appears in the nonconducting phloem (fig. 4, *A*—*C*). It consists of 5—8 cells thick rings of the secondary phloem fibres interrupted by the rays. Axial parenchyma remains homogeneous and slightly proliferates in the rhytidome rings.

The phellogen arises just outside each ring of the secondary phloem fibres (fig. 4, *A*—*C*).

The rays are homogeneous (fig. 4, *C*) or indistinctively heterogeneous. Very many rays are 2- to 3-seriate (fig. 4, *D*) and 0.35—1.00 mm high; a few uniseriate rays are 3—7 cells in height. The ray parenchyma slightly lignifies when the ray crosses the ring of the secondary phloem fibres.

Discussion

Both the cortex and the phloem vary in studied *Rubus* species. Their patterns correlate though neither with growth habits nor with taxonomical positions of species. The variation range covers the cortex and phloem patterns of *R. odoratus* which is sometimes regarded

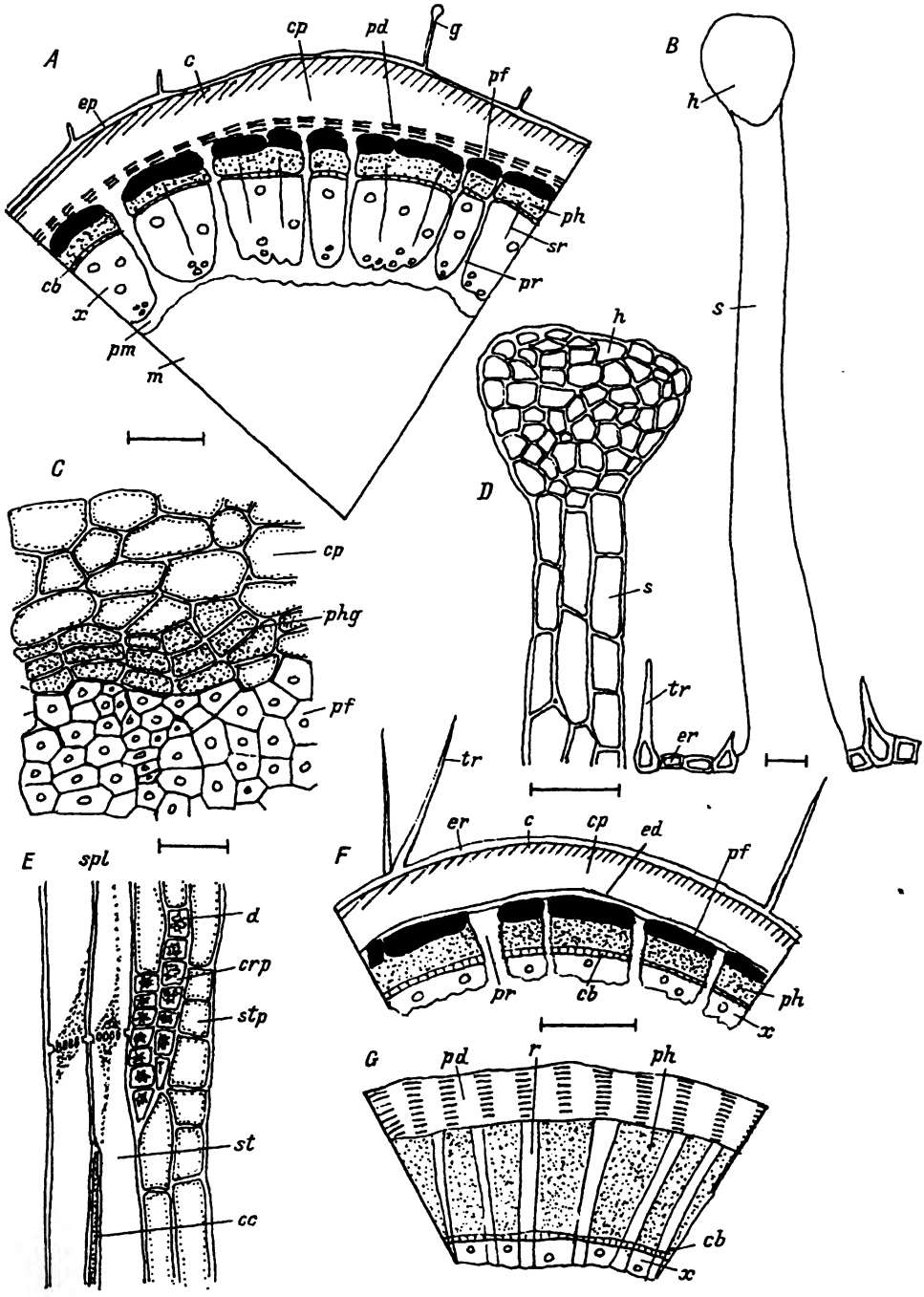


Fig. 1. Anatomy of axial organs of *Rubus odoratus* (*A*—*E*) and *R. saxatilis* (*F*—*G*).

A — scheme of the stem, transverse section; *B* — semischeme of the epidermis, transverse section; *C* — inner cortex and outer stele, origin of the first phellogen, transverse section; *D* — glandular emergence, transverse section; *E* — secondary phloem, longitudinal section; *F* — scheme of the aerial stem, transverse section; *G* — scheme of the rhizome, transverse section. *c* — collenchyma, *cb* — cambium, *cc* — companion cell, *cp* — cortical parenchyma, *crp* — crystalliferous parenchyma, *d* — calcium oxalate druse, *ed* — endodermis, *ep* — epidermis, *g* — glandular emergence, *h* — glandular head, *m* — medulla, *pd* — periderm, *pf* — protophloem fibres, *ph* — phloem, *phg* — phellogen, *pm* — perimedulla, *pr* — primary ray, *r* — ray, *s* — stock, *sr* — secondary ray, *st* — sieve tube, *stp* — storing parenchyma, *tr* — trichome, *x* — xylem. Bar: *A*, *F*, *G* — 0.1 mm; *C*—*E* — 0.01 mm.

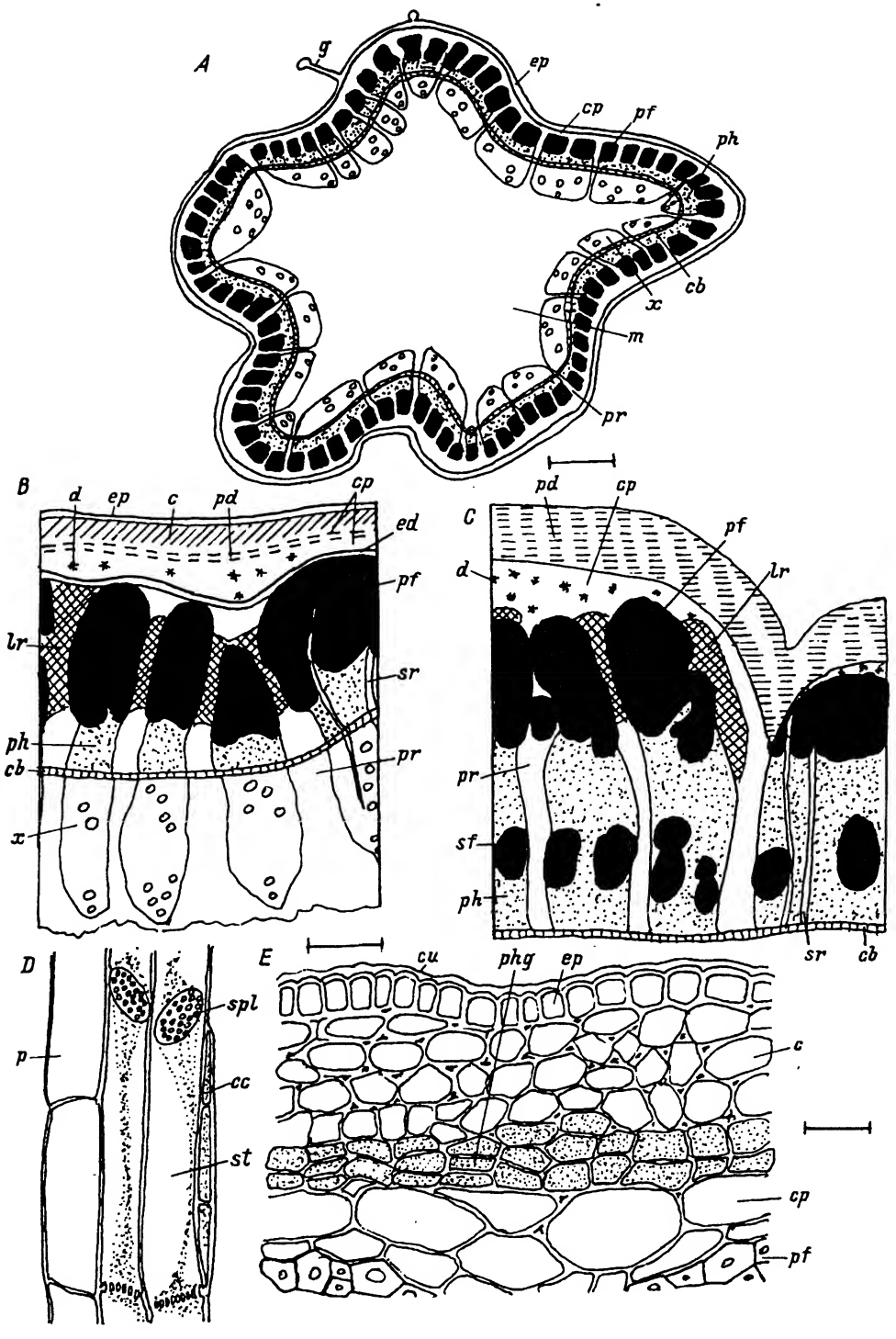


Fig. 2. Anatomy of the stem in *Rubus steudneri*.

A — scheme of thinner annual stem, transverse section; *B* — scheme of thicker annual stem, transverse section; *C* — scheme of perennial stem, transverse section; *D* — phloem in longitudinal section; *E* — cortex, transverse section. *cu* — cuticle, *lr* — lignifying ray, *p* — phloem axial parenchyma, *sf* — secondary phloem fibres, *spl* — sieve plate. Other signs see fig. 1. Bar: *A* — 1 mm, *B*—*E* — 0.05 mm.

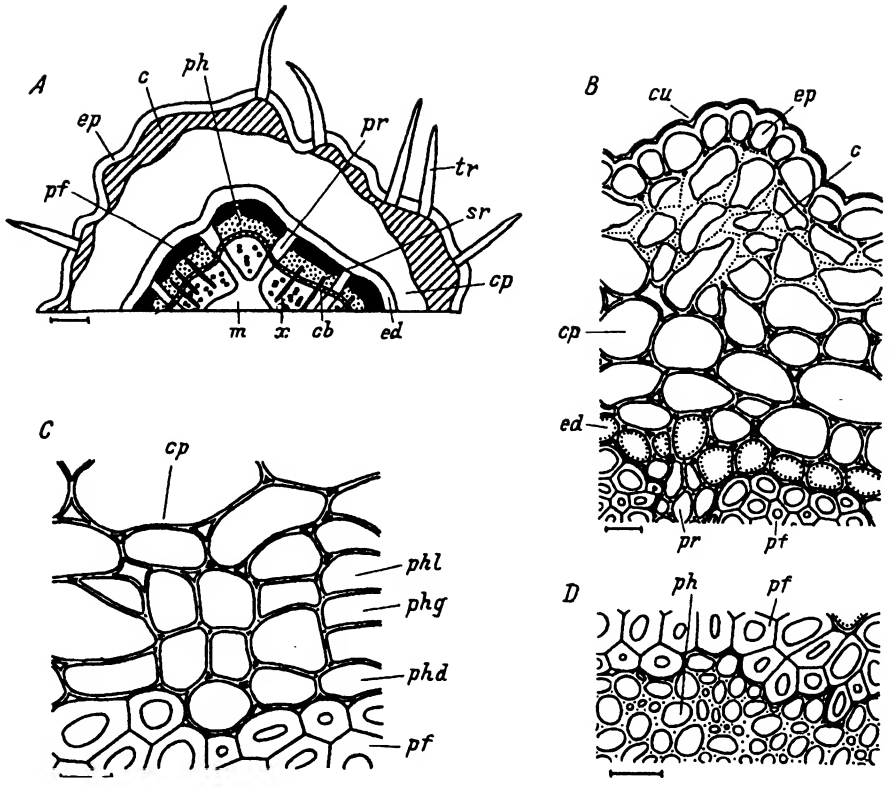


Fig. 3. Annual stem of *Adenostoma fasciculatum*, transverse sections.

A — scheme of the stem, *B* — cortex, *C* — young periderm, *D* — phloem. *phd* — phelloderm, *phl* — phellem. Other signs see fig. 1, 2. Bar: *A* — 0.1 mm, *B*—*D* — 0.01 mm.

to be a member of the genus *Rubacer* (see Czerepanov, 1981 for more details). That is why we consider the latter unsubstantiated and confirm the habitual version of the tribe *Rubeae* of sole genus *Rubus*. The cortex and the phloem of *Rubus* species anatomically liken a lot their counterparts of *Potentilleae* members. Then, the closer relations between the two tribes than Takhtajan (1997) thought could be probable.

The *Adenostoma*'s cortex and phloem essentially differ from those of *Cercocarpus* (Lotova, Timonin, 1999) as the former genus has no hypodermis in its cortex nor the pericycle in its stele. Besides, the endodermal origin of the first phellogen in *Adenostoma* strongly opposes its hypodermal origin in *Cercocarpus*. The site where the first phellogen arises is proved to be of paramount taxonomical importance in rosaceous (Focko, 1894; Lotova, Timonin, 1999). The rhytidome is ringlike in *Adenostoma* and scally in *Cercocarpus*; the sieve plates are simple in *Cercocarpus* and mostly compound in *Adenostoma*; the axial parenchyma is homogeneous in *Adenostoma* and differentiates into storing and crystalliferous parenchymas in *Cercocarpus*. The common characters are much less numerous. So, our results undoubtfully confirm separation of *Adenostoma* from *Cercocarpeae*. It must be a member of special tribe as it has been considered since Schulze-Menz (1964).

Adenostoma is similar with *Sorbaria* of *Spiraeoideae* subfamily in originating of the first phellogen from the innermost cortical layer (Lotova, Timonin, 1998b). Secondary bark pattern of *Adenostoma* can be compared to that of *Physocarpus* of the subfamily (Lotova, Timonin, 1998b). Therefore, our results are in accordance with arranging *Adenostomeae* among tribes of *Spiraeoideae* (Takhtajan, 1997, sub *Adenostomateae*).

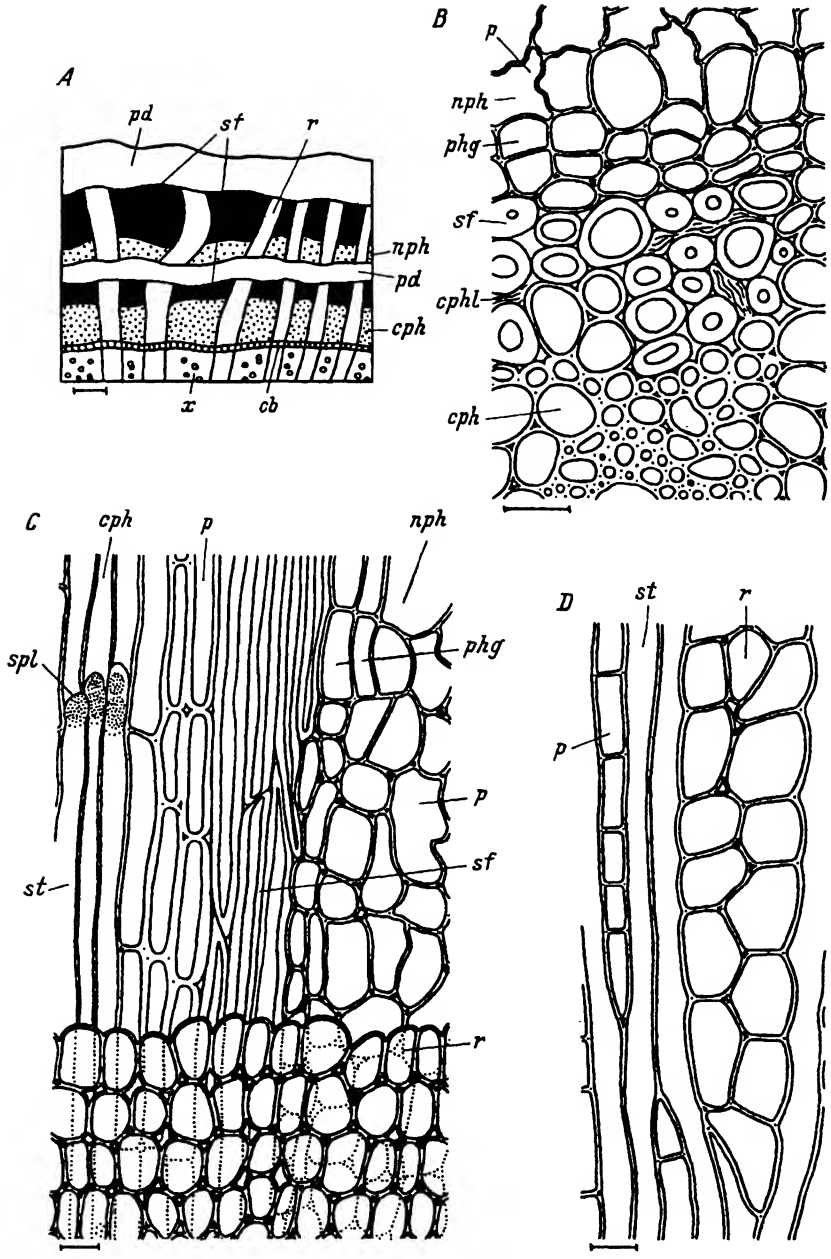


Fig. 4. Perennial stem and phloem in *Adenostoma fasciculatum.*

A — scheme of the stem, transverse section; *B* — phloem, transverse section; *C* — phloem, radial section; *D* — phloem, tangential section. *cph* — conducting phloem, *cphl* — compressed phloem, *nph* — nonconducting phloem. Other signs see fig. 1—3. Bar: *A* — 0.1 mm; *B*—*D* — 0.01 mm.

However, the latter subfamily is too variable in its cortex and secondary phloem anatomies (Lotova, Timonin, 1998a) to attach great taxonomic significance to the revealed similarities between *Adenostomeae* and different *Spiraeoideae* members.

LITERATURE CITED

Czerepanov S. K. Plantae vasculares URSS. Leningrad, 1981. 510 p.

Focko W. O. Rosaceae // A. Engler, K. A. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. T. 3. Abt. 3. S. 1—61.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin etc., 1995. Bd 4. T. 2A. *Spermatophyta*: *Angiospermae*: *Dicotyledones* 2(2). X + 693 S.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae—Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998a. Vol. 82. N 8. P. 16—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998b. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 5. *Kerrieae* and *Cercocarpeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999. Vol. 84. N 9. P. 10—20.

Raunkiaer C. Planterigets livsformer og deres bedydning for geografien. København, 1907. 132 S.

Schulze-Menz G. K. Rosaceae // Engler A. Sillabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.

Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

Lomonosov Moscow State University
E-mail: timonin@3.hiplants.bio.msu.ru

Received 5 II 1998

РЕЗЮМЕ

Анатомия кортекса и вторичной флоэмы однолетних и многолетних стеблей и корневищ описана у 7 видов рода *Rubus* и одного вида рода *Adenostoma*. Эти структуры оказались довольно вариабельными в роде *Rubus*, но строение не коррелирует ни с жизненными формами, ни с таксономическими связями видов. Полученные данные не подтверждают правомерность выделения из *Rubus* рода *Rubacer*. Между трибами *Rubeae* и *Potentilleae* имеется определенное сходство по строению кортекса и коры. Трибы *Adenostomeae* и *Cercocarpeae*, в которые ранее включали род *Adenostoma*, по-видимому, не имеют близких родственных связей.

УДК 581.829 : 582.635.5

© Т. И. Кравцова

СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПИЯ В ТРИБЕ *FORSSKAOLEAE* (*URTICACEAE*) В СВЯЗИ С ЕЕ СИСТЕМАТИКОЙ

T. I. KRAVTSOVA. PERICARP STRUCTURE IN THE TRIBE *FORSSKAOLEAE* (*URTICACEAE*) IN RELATION TO ITS SYSTEMATICS

Изучено морфолого-анатомическое строение плода в 4 родах трибы *Forsskaoleae*: *Forsskaolea*, *Droguetia*, *Australina*, *Didymodoxa*. Выяснено, что строение перикарпия имеет характерные отличительные черты в каждом роде и может быть использовано для диагностики. Род *Didymodoxa* наиболее обособлен по строению перикарпия. Отсутствие лигнифицированного эндокарпия из толстостенных склереид является признаком, общим для всей трибы, отличающим ее от родственной трибы *Boehmerieae*. В роде *Droguetia* виды *D. iners* и *D. ambigua* имеют резко различное морфолого-анатомическое строение плода, при этом второй вид не отличается по структуре перикарпия от видов рода *Forsskaolea*. В родах *Forsskaolea* и *Didymodoxa* изучено варьирование структуры покровов плодов в связи с их полиморфизмом. У видов рода *Forsskaolea* найдены 2 формы гетерокарпии в широком смысле — гетеросинкарпия (неоднородность соплодий по величине и числу плодов) и собственно гетерокарпия. Сочетание гетерокарпии с синаптоспермией является адаптивным в аридных условиях.

Ключевые слова: *Forsskaoleae*, плод, перикарпий, гетерокарпия.

Триба *Forsskaoleae*, описанная C. Gaudichaud (1830), включает 4 рода травянистых растений (редко полукустарников), объединенных на основании сходного строения редуцированного мужского цветка, имеющего одну лопасть околоцветника, одну тычинку (вместо 3—4) и не имеющего рудимента пестика. Жгучие волоски отсутствуют. Соцветия представляют собой обоеполые или однополые клубочки, пазушные или собранные в сложные колосовидные или метельчатые соцветия. У *Forsskaolea* и *Droguetia* клубочки окружены обверткой из свободных или сросшихся брактей. Этот признак был использован H. A. Weddell (1856) для выделения 2 подтриб — *Forsskaolinae* и *Australininae*. A. Engler (1894) и J. Hutchinson (1967), как и некоторые другие авторы, в обзоре семейства объединяли род *Didymodoxa* с родом *Australina*. Позже I. Friis и C. M. Wilmot-Dear (1988) при ревизии трибы восстановили его, они также сохранили деление на подтрибы.

Роды трибы *Forsskaoleae* распространены в основном в Африке, меньше — на прилегающих островах (Маскаренских, Мадагаскаре), а также в Индии, Южной Австралии, Новой Зеландии, на Яве. Виды рода *Forsskaolea* встречаются также на северо-западе Средиземноморья. Эти растения не являются, по словам Friis и Wilmot-Dear (1988), «настоящими тропическими», так как обитают в Средиземноморье, в теплом умеренном климате или в горных районах тропиков.

В систематике трибы имеется ряд нерешенных вопросов. Так, Friis (1989) подверг сомнению ее самостоятельность. Он указал, что триба *Forsskaoleae* гетерогенна по ряду признаков (например, по наличию или отсутствию околоцветника женского цветка и степени его смыкания с завязью), а общие признаки, отграничивающие ее от других триб, являются результатами редукции. Возможно, считает он, что роды трибы более тесно связаны с родами трибы *Boehmerieae*, чем друг с другом. Ревизия трибы показала также, что систематика рода *Droguetia* не вполне ясна.

Плоды в трибе *Forsskaoleae* мелкие ореховидные. Единицей диссеминации является плод, а в роде *Forsskaolea* — плод или соплодие, окруженные обверткой. Плоды

либо голые, развивающиеся из женского цветка, лишенного околоцветника (*Forsskaolea*, большинство видов *Droguetia*), либо заключенные в пленчатый плотно прилегающий околоцветник (*Australina*). Изредка встречающийся у широко распространенного вида *Droguetia iners* вокруг завязи и плода трубчатый покров, сходный с околоцветником, рассматривается как обвертка (Weddell, 1856; Friis, Wilmot-Dear, 1988), так как внутри иногда развиваются 2 завязи. Род *Didymodoxa*, с точки зрения карпологии, представляется наиболее сложным. До сих пор не ясно, развивается ли плод из цветка, лишенного околоцветника, и, следовательно, является голым, или околоцветник имеется, но полностью слит со стенкой завязи. Weddell в своей более ранней работе 1854 г. считал, что околоцветник имеется, но в следующих обработках (Weddell, 1856, 1869) принял другую интерпретацию цветка, которой придерживаются также Friis и Wilmot-Dear. Они, однако, высказывают сомнения в ее правильности и говорят о необходимости дальнейшего изучения структуры женского цветка *Didymodoxa*. Эти авторы обратили внимание на то, что у обоих видов рода часто из 2 сросшихся женских цветков развивается так называемый «двойной плод», отличающийся большей величиной от «сдвоенного» одинарного плода.

Настоящее исследование предпринято с целью выяснить анатомическое строение плода в трибе *Forsskaoleae*, не изученное ранее, выявить диагностические признаки перикарпия и использовать полученные данные для решения имеющихся вопросов систематики трибы. Как показано нами ранее (Кравцова, 1992, 1997), признаки анатомического строения плода имеют большое значение для систематики триб сем. *Urticaceae*.

Материал и методика

Материалом для работы послужили зрелые плоды, полученные из гербариев Ботанического института РАН (LE) и Королевских Ботанических садов в Кью, Англия (K). Часть образцов любезно предоставлена И. А. Грудзинской и получена по обмену семян из Ботанического сада г. Майнц (Германия). Изучены 8 видов из всех 4 родов трибы.

Исследованные образцы.

Forsskaolea L. *F. angustifolia* Retz. — Teneriffa, 1807, Hb. Mertens (LE); Hermigua, 18 IV 1861, Hb. R. T. Lowe N 180 G (LE); N. Uptal, Hb. Ledebour (LE); Botanical Garden, Mainze; *F. candida* L. f. — Drege, 1839 (LE); Namibrand: Karibib, Okongave, 24 IV 1963, S. Seydel 3498 (LE); Plantae Schlechterianae, Austro-Africanae Regio occidentalis, N 11019, 5 IX 1897 (LE); *F. tenacissima* L. — Afghanistan, near Kabul, 16 VI 1965, Z. T. Artjushenko 223 (LE); Algeria, distr. Ghardaia, 16 II 1965, V. P. Bochantsev (LE); S. Spain, Almeria, Porta a. Rigo 198 (LE).

Droguetia Gaud. *D. iners* (Forssk.) Schweinf. *subsp. iners* — Tanzania, Kilimandscharo, Marangu, 600 m, X 1893, G. Volkens 1239 (LE); Java, Zollingero 2185 (LE); Abissinie, Schimper 627 (LE); *subsp. urticoides* (Wight) Friis et Wilmot-Dear — Peninsula India Orientalis, Hb. Wight N 2706 (LE); *D. ambigua* Wedd. — Leusher 3866 (LE).

Australina Gaud. *A. pusila* (Poir.) Gaud. *subsp. pusila* — Australia, E. F. Constable 5468 (LE); *subsp. muelleri* (Wedd.) Friis et Wilmot-Dear — Australia, H. B. Williamson, 1912 (LE);

Didymodoxa Wedd. *D. capensis* (L. f.) Friis et Wilmot-Dear — плод: Herb. Fischer, Ecklon et Leyner (LE); «двойной плод»: S. Africa, Cape, Esterhuizen 20553 (K); *D. caffra* (Thunb.) Friis et Wilmot-Dear — Tanzania, Kilimandscharo, Marangu, I 1894, Volkens 1700 (LE); Cape prov., Drege 1839 (LE); S. Africa, Acocks 10889 (K); Tanzania, Haaker 1735 (K).

Для анатомических исследований плоды предварительно размачивали в смеси глицерин—спирт—вода (1 : 1 : 1). Поперечные срезы толщиной 12 и 24 мкм делали в средней части плода с помощью замораживающего микротома. Для микрохимичес-

ких реакций использовали флороглюцин и серную кислоту, плавиковую кислоту, алциановый синий, судан IV. Поверхность плодов и их структура на сколах были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35C.

Результаты

Морфологическое описание и изображения плодов в родах трибы *Forsskaoleae* (и соплодий у *Forsskaolea*) дано в работах H. A. Weddell (1856, 1869) и I. Friis, C. M. Wilmot-Dear (1988).

Род *Forsskaolea*. Плод или несколько плодов (2—5) заключены в колокольчатую сильноопушенную обвертку из 2—6 свободных брактей (рис. 1, *1—4*). Внутри обвертки обычно имеются остатки расположенных по краю тычиночных цветков, все структуры погружены в густое переплетение из длинных и тонких волосков, являющихся выростами экзокарпия. Величина, форма, консистенция, цвет и опушение листочков обвертки различны у видов и являются их диагностическими признаками. Варьирование по величине и числу листочков происходит также в пределах одного вида и одного растения. У *F. angustifolia*, например, число листочков колеблется от 2 до 6, при этом у одного растения преобладают либо много-, либо мало-листочковые обвертки. В крупных обвертках с большим числом листочков содержится до 5 плодов, в мелких мало-листочковых обвертках — только 1 плод.

Плоды (табл. I, *1*, *2*) 2.0—3.0 мм дл., 1.0—1.6 мм шир., 0.5—0.7 мм толщ., в очертании асимметрично-эллиптические, уплощенные, с двумя тонкими краевыми ребрами, слегка или значительно различающимися по толщине (в более широком проходит единственный проводящий пучок), сильно опушенные тонкими длинными волосками, от светло-коричневых до темно-коричневых черноватых, без блеска или со слабым блеском. Лишь в плодах с толстым перикарпием (см. ниже) на поверхности различима неглубоко-мелкоячеистая скульптура (табл. I, *3*), радиальные стенки клеток экзокарпия волнистые, внутренняя поверхность зернистая благодаря выступающим кристаллам. В отличие от *F. angustifolia* со слабо различающимися ребрами в пределах одного плода у 2 других изученных видов одно ребро плода крупное, округлое, другое — узкое и вытянутое, образует одностороннее крыловидное окаймление (табл. I, *4*).

Плоды, находящиеся в одной обвертке, морфологически слабо различаются, например у *F. angustifolia* — немного по ширине, степени развития ребер и цвету (от темно-коричневого черноватого до светло-коричневого), у *F. candida* — также по степени развития крыла.

Перикарпий 10—140 мкм толщ., 3—6-слойный, с неровными (особенно у толстого перикарпия) наружной и внутренней поверхностями, нелигнифицированный, все слои окрашены танинами, содержащимися в оболочках и полости клеток, дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий (рис. 2, *1*, *2*; табл. I, *5*). Толщина и структура перикарпия (прежде всего число кристаллоносных слоев) значительно варьируют у плодов из одной обвертки. Перикарпий, кроме того, сильно меняется в пределах вида. На этом фоне видовые различия сглажены и трудно различимы. Изменение строения перикарпия в пределах парциального соцветия (внутри обвертки) сопровождается изменением величины семени (зародыша и эндосперма). Перикарпий *F. angustifolia* варьирует от 6-слойного с 3 кристаллоносными слоями, 75—130 мкм толщ., до 3-слойного с 1 кристаллоносным слоем, 10—13 мкм толщ. Постепенно уменьшаются число кристаллоносных слоев, величина кристаллов, толщина клеточных оболочек во всех слоях.

В толстом перикарпии (рис. 2, *1*, *1а*, *б*) **экзокарпий** образован содержащими танины сравнительно тонкостенными сжатыми клетками, вдающимися в нижележащие слои, их тангенциальные стенки (наружная тонкая и внутренняя заметно утолщенная) вогнутые. **Мезокарпий** 3—4-слойный, внутренние 2—3 слоя кристаллоносные; клетки и призматические кристаллы, которые достигают 30 мкм в диам.

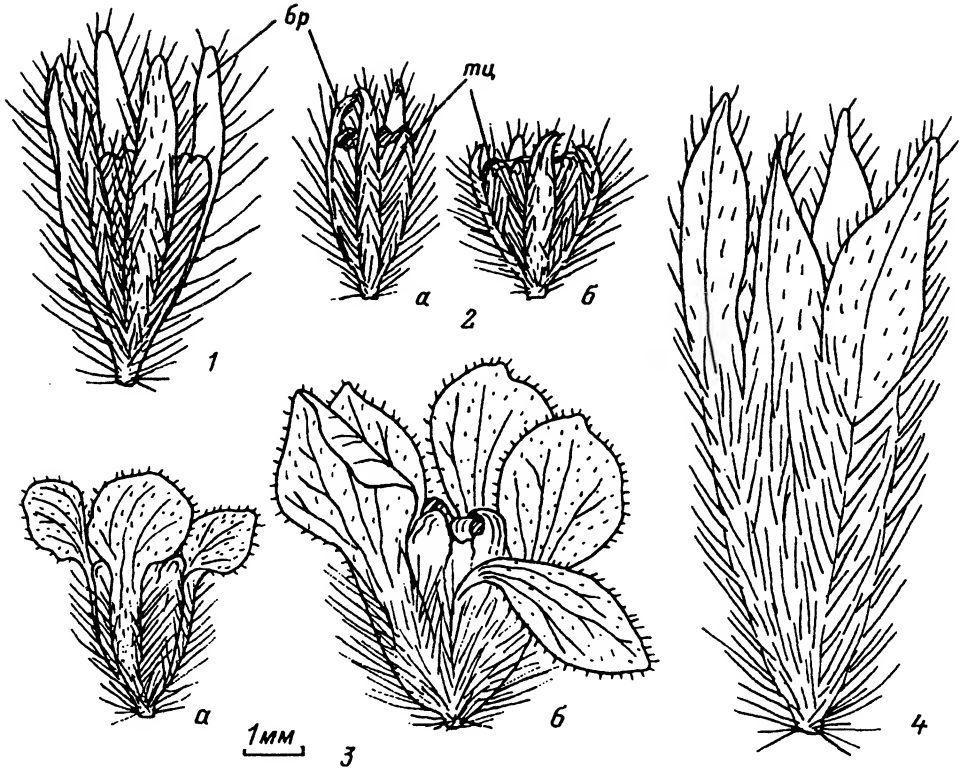


Рис. 1. Заключенные в обвертку соплодия у видов рода *Forsskaolea*.

1, 2 — *F. angustifolia*, разные образцы (*а, б* — на одном растении); *3, 4* — *F. candida*, разные образцы (*а, б* — на одном растении). *бр* — брактеи, *тц* — остатки тычиночных цветков.

и 23 мкм выс., вытянуты тангенциально. Клеточные стенки кристаллоносных идиобластов утолщены, вокруг кристаллов также имеется толстая оболочка с неровной поверхностью (табл. I, *5*). В некоторых образцах (рис. 2, *2а*) верхняя часть клеток, не содержащая кристалл, заполнена танинами. Наружные 1—2 слоя мезокарпия состоят из сжатых толстостенных клеток без кристаллов. **Эндокарпий** образован содержащими танины крупными сжатыми толстостенными клетками с вогнутой наружной стенкой. Радиальные стенки в плане слегка извилистые, в процессе сжатия клетки складываются. Они выступают и создают неровность внутренней поверхности перикарпия, за счет этого между семенами и перикарпием образуются воздухоносные полости.

В тонком перикарпии (рис. 2. *1, IV*) 2 наружных слоя сжаты в пленку с неразличимой на срезе клеточной структурой, единственный кристаллоносный слой содержит мелкие уплощенные кристаллы; эндокарпий образован сравнительно тонкостенными клетками с неутолщенной наружной стенкой.

У всех исследованных образцов этого вида многолисточковые обвертки (например, рис. 1, *1*) содержали плоды с разным строением перикарпия и величиной семени, как на рис. 2, *I—IV*: *I* — плод наиболее мелкий, узкий, черноватый, с мелким семенем, перикарпий толстый (55—75 мкм), 5—6-слойный, с 2—3 кристаллоносными слоями; *II* — несколько более крупные плод и семя, перикарпий сходный (слегка тоньше); *III* — крупный коричневый плод с крупным семенем, перикарпий тонкий (20—30 мкм), с 1—2 кристаллоносными слоями; *IV* — крупный светло-коричневый плод с наиболее крупным семенем и самым тонким (10—13 мкм), легко растрескивающимся перикарпием. Величина ребер постепенно уменьшалась от плода *I* к *IV*.

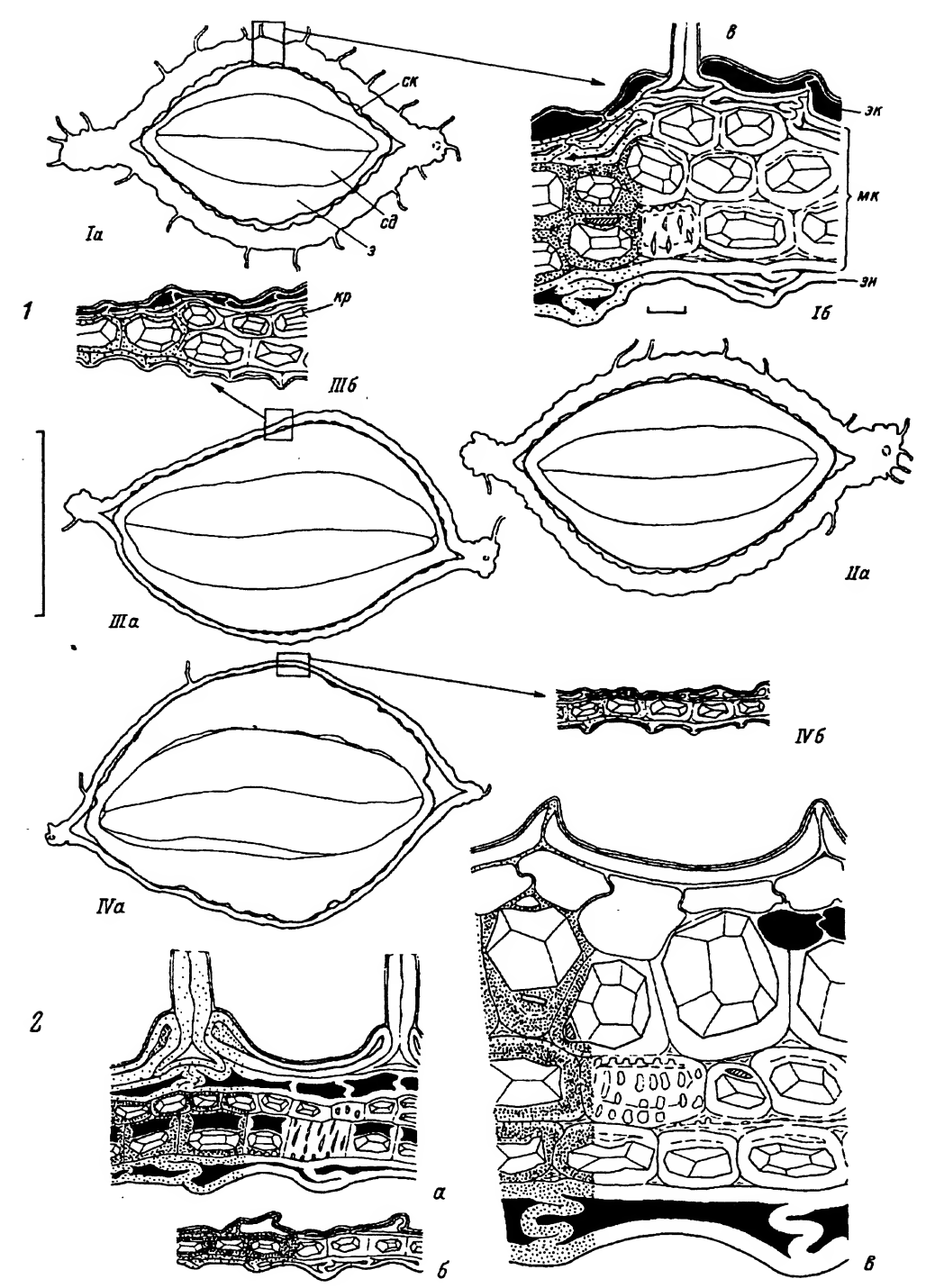


Рис. 2. Плод и перикарпий *Forsskaolea* на поперечном срезе.

1 — *F. angustifolia*, *I—IV* — плоды из одного соплодия, *а* — схемы поперечного среза плода, *б* — фрагменты перикарпия; *2а—в* — *F. candida*, разные образцы: *а, б* — Plantae Schlechteriana, Austro-africanae 11019, краевые плоды из одного соплодия; *в* — Namibrand, Karibib, Seydel 3498. в — волосок, кр — кристалл, мк — мезокарпий, сд — семядоля, ск — семенная кожура, эк — экзокарпий, э — эндосперм, эн — эндокарпий; точками показаны танины в клеточных оболочках, черным — в полости клеток. Масштабная линейка: *1, Ia—IVa* — 0.5 мм; *1, Iб—IVб, 2а, б, в* — 0.01 мм.

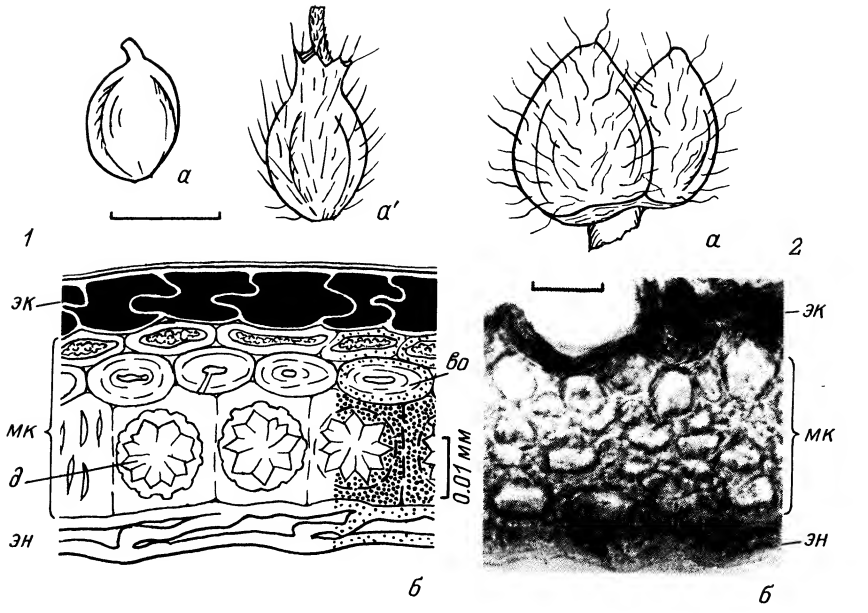


Рис. 3. Плод и перикарпий *Droguetia* на поперечном срезе.

1 — D. iners: *а, а'* — голый плод и плод в трубчатом покрове, напоминающем околоцветник; *б* — перикарпий на поперечном срезе плода; *2 — D. ambigua*: *а* — два сросшихся плода, *б* — перикарпий на поперечном срезе плода. *д* — друза, *во* — волокновидная клетка; остальные обозначения, как на рис. 2. Масштабная линейка: *1а, а', 2а* — 1 мм; *1б* — 0.01 мм; *2б* — 0.025 мкм.

В другом образце (рис. 1, 2) имелись 3-листочковые обвертки, содержащие 1 плод (рис. 1, *2а*), и 4—5-листочковые с 2 плодами (рис. 1, *2б*). Эти 2 последних очень различались по толщине перикарпия и цвету: один — с толстым (110—115 мкм) перикарпием, другой — с тонким (20—25 мкм). Параметры перикарпия единственного плода из 3-листочковой обвертки (толщина и число слоев) были средними между описанными выше.

У других изученных видов перикарпий также значительно варьирует по толщине в пределах соплодия. У *F. candida* он меняется от толстого (45—55 или 110—140 мкм толщ.) 6- или 5-слойного с 2—3 кристаллоносными слоями (рис. 2, *2а, в*; табл. I, *5*) до тонкого 3-слойного с 1 кристаллоносным слоем (рис. 2, *2б*). Структура перикарпия различна у изученных образцов: экзокарпий образован либо слизесодержащими клетками с тонкой наружной тангенциальной стенкой (рис. 2, *2в*), либо толстостенными сжатыми клетками (рис. 2, *2а*); кристаллоносных слоев либо 3, либо 2. Наружные кристаллы или самые крупные (до 45 мкм в диам. и 40 мкм выс.), изодиаметрические или радиально вытянутые (некоторые выступают и создают неровность поверхности), или более мелкие, чем внутренние. Выступы в оболочке кристаллов либо крупные, различной формы (округлые до продолговатых), либо мелкие узколанцетные.

В отличие от *F. angustifolia* перикарпий *F. candida* и *F. tenacissima* значительно меняется по толщине и структуре по окружности плода. Он утоньшается в направлении от широкого многослойного округлого ребра, в котором проходит проводящий пучок, к тонкому вытянутому ребру. В перикарпии *F. tenacissima* сочетаются признаки 2 других видов: экзокарпий тонкостенный с танинами (как у *F. angustifolia*), но наружные кристаллы иногда заметно крупнее внутренних, при этом перикарпий резко меняется по толщине и структуре по окружности плода (как у *F. candida*).

Род *Droguetia*. Плод или несколько плодов заключены вместе с остатками тычиночных цветков в обвертку из сросшихся брактей. Морфологически плоды очень различаются у 2 изученных видов.

У *D. iners* (рис. 3, *1а*) они в очертании асимметрично-эллиптические, 1.2—1.4 мм дл., 0.8—1.0 мм шир., 0.6 мм толщ., уплощенные, с двумя неровными ребрами (ребро, в котором проходит проводящий пучок, более плоское и сильнее выступает), черные, гладкие или слегка морщинистые, блестящие. Иногда плоды имеют пленчатый сильно опушенный, легко отделяющийся трубчатый покров, сходный с околоцветником (рис. 3, *1а'*). Как голые плоды, так и окруженные дополнительным покровом легко отделяются от обвертки и могут, видимо, распространяться самостоятельно.

У *D. ambigua* плоды более крупные (рис. 3, *2а*), 1.3—1.6 мм дл., широкояйцевидные с усеченным основанием, с ячеистой поверхностью, густо опушены длинными волосками. Они не отделяются от обвертки, находятся в ней по одному или по два, могут срастаться.

Перикарпий у первого вида 40—65 мкм толщ. (толще у *subsp. urticoides*), 4—5-слойный, все слои в большей или меньшей степени окрашены танинами (рис. 3, *1б*; табл. I, *6*). **Экзокарпий** твердый, образован тонкостенными, в очертании лопастными, уплощенными клетками, заполненными твердым и темным красновато-коричневым содержимым (танинами). В **мезокарпии** можно различить 2 зоны. Наружная, более светлая, состоит из 1—2 слоев уплощенных волокновидных клеток (в очертании — с небольшими лопастями). Они сильнее или слабее окрашены танинами, самые наружные — более тонкостенные, сжатые, часто с зернистым бесцветным содержимым, нижележащие — толстостенные с очень маленькой полостью; в оболочке последних можно различить 2 слоя — наружный, слабо окрашенный танинами, и внутренний бесцветный, возможно, импрегнированный кремнеземом. Внутренний слой экзокарпия кристаллоносный с друзами оксалата кальция 10—13 мкм в диам.; оболочка, покрывающая друзу, имеет неровную поверхность. **Эндокарпий** образован крупными сжатыми тонкостенными клетками, содержащими танины, в очертании более или менее полигональными у наружной стенки и лопастными у внутренней; при сжатии клеток радиальные стенки образовали складки в полости клеток.

Покров плода, сходный с околоцветником, тонкий (10—25 мкм толщ.), образован сильно сжатыми клетками, так что клеточная структура на срезе плохо различима; клетки внутренней эпидермы в очертании лопастные.

Перикарпий второго вида сходен по структуре с перикарпием в роде *Forsskaolea* (рис. 3, *2б*; табл. I, *7*): он 100—115 мкм толщ., 6—7-слойный, экзокарпий содержит танины, мезокарпий образован 4—5 слоями кристаллоносных клеток. В месте срастания плодов (табл. I, *8*) перикарпий каждого из них тоньше, чем в других участках плода, — около 50 мкм толщ., лишь с 1—2 кристаллоносными слоями.

Род *Australina.* Плод, заключенный в трубчатый плотно прилегающий, но отделимый покров из околоцветника (табл. I, *9*), 1.4—1.9 мм дл., 0.8—0.9 мм шир., 0.5 мм толщ., узкоэллиптический, узко-обратнояйцевидный или веретеновидный, уплощенный, в сечении эллиптический (табл. I, *10*), с 4 узкими выступающими жилками околоцветника, коричневый, коротко опушенный. Плод без покрова (табл. I, *11*) асимметрично-эллиптический, на верхушке с крючковидным носиком, с двумя неравными ребрами (одно — более выступающее и острое), с зернистой поверхностью (табл. I, *12*).

Перикарпий (рис. 4, *1*) около 38—45 мкм толщ., 4-слойный, окрашен танинами и, по-видимому, не лигнифицирован. **Экзокарпий** состоит из крупных толстостенных клеток с маленькой полостью. Их оболочка сильно импрегнирована танинами, слабее окрашен наружный слой внешней тангенциальной стенки. **Мезокарпий** образован 2 слоями сильно сжатых толстостенных (особенно во внутреннем слое) клеток с щелевидной полостью, во внутреннем слое иногда содержащей мелкие плоские кристаллы. **Эндокарпий** состоит из одного слоя сжатых слаболопастных клеток, содержащих в полости танины, внутренняя тангенциальная клеточная стенка наиболее толстая.

Дополнительный покров из околоцветника 10—25 мкм толщ., образован тонкостенными, сжатыми в пленку клетками. Лишь лопастные клетки внутренней

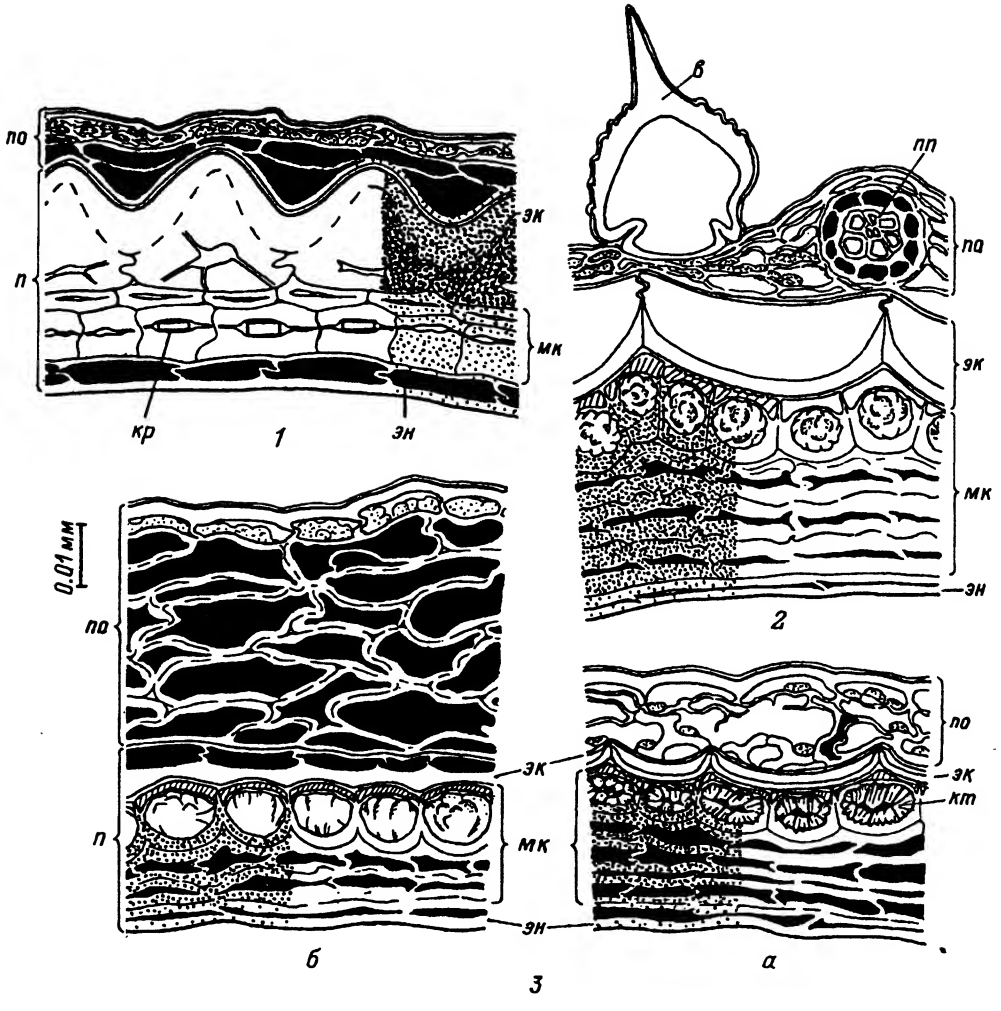


Рис. 4. Строение перикарпия в родах *Australina* и *Didymodoxa* на поперечном срезе плода.

1 — *Australina pusila* subsp. *pusila*, *2* — *Didymodoxa caffra*, *3* — *D. capensis*; *а* — плод, *б* — соплодие. кт — кремниевое тельце, по — дополнительный покров из околоцветника, п — перикарпий, пп — проводящий пучок; остальные обозначения, как на рис. 2. Масштабная линейка: 0.01 мм.

эпидермы имеют утолщенную наружную стенку. Наружная эпидерма и субэпидерма содержат хлоропласты, нижележащие слои — танины.

Род *Didymodoxa*. Плоды (табл. II, *1*) морфологически сходны у обоих видов. Они 1.6—2.2 мм дл., 1.1—1.4 мм шир., 0.8—1.0 мм толщ., асимметрично-яйцевидные с заостренной верхушкой, с основанием, вытянутым в ножку, слегка уплощенные (табл. II, *2*), иногда плоско-выпуклые. Одна узкая сторона округлая, на другой имеется хуже или лучше развитое плоское острое ребро (крыловидное окаймление). Плоды коричневые или серовато-зеленоватые с сетчатой жилковатой поверхностью, опушены более или менее частыми бесцветными волосками 2 типов: длинными острыми, прижатыми к поверхности и короткими яйцевидными с апикальным заострением.

Соплодие («двойной плод»), образовавшееся в результате срастания 2 плодов, у *D. capensis* (табл. II, *3*) 2.6—2.9 мм дл., 1.9 мм шир., 0.7 мм толщ., на выпуклой стороне округлое, на плоской — с центральной вмятиной, с 2 толстыми кожистыми крыльями, «закрученными» на выпуклую сторону соплодия и выступающими над его

верхушкой и основанием в виде зубцов, со слегка струйчатой поверхностью, усеянной короткими яйцевидными волосками (табл. II, *4*), коричневое или серовато-зеленоватое.

Наружная мягкая часть стенки плода, с сетью анастомозирующих жилок, напоминает не экзокарпий, а, скорее, неотделяющийся трубчатый околоцветник, имеющийся в плодах многих бомериевых. Мы предполагаем, что эта часть стенки плода образована околоцветником, хотя проводящий пучок перикарпия (видимо, сильно редуцированный), как и граница околоцветника с перикарпием, в зрелом плоде неразличимы, кутикула отсутствует. Для уточнения этого вопроса требуется изучение гистогенеза покровов плода.

Перикарпий толщиной 40—80 мкм у *D. caffra* (рис. 4, *2*; табл. II, *5*) и 30—35 мкм у *D. capensis* (рис. 4, *3а*, *б*), 5—6-слойный, оболочки клеток во всех слоях, кроме экзокарпия, импрегнированы танинами. **Экзокарпий** у первого вида образован крупными клетками с толстой внутренней тангенциальной стенкой, бесцветной, импрегнированной кремнеземом и вогнутой в нижележащие слои. Радиальные стенки имеют клиновидно-утолщенные основания, в верхней части они не утолщены и легко разрываются, тонкая наружная стенка отделяется таким образом от перикарпия вместе с околоцветником. Поверхность отделившегося перикарпия глубоко-ячеистая (табл. II, *6*). У *D. capensis* клетки экзокарпия менее крупные и слабее вогнуты в нижележащие слои, в соплодии они содержат танины; их внутренняя тангенциальная стенка либо незначительно утолщена, либо (в соплодии) толстая (до 5 мкм толщ.).

Мезокарпий состоит из наружного кристаллоносного слоя и 4 (в соплодии их 2) внутренних слоев толстостенных сжатых клеток, плохо различимых на срезе. Кристаллоносные клетки имеют сложное строение: их утолщенные внутренняя тангенциальная и радиальные стенки лигнифицированы, наружная стенка тонкая пористая, без лигнина. Как и у других крапивных (Кравцова, Яковлева, 1997; Яковлева, Кравцова, 1999), эти клетки септированные, разделенные перегородкой на камеры с минеральным содержимым. В нижней находятся округлые или овальные тельца, похожие на кристаллы оксалата кальция (табл. II, *7—9*), однако имеющие выступы в виде округлых ребер или бугорков. Они растворяются в плавиковой кислоте и, по-видимому, состоят в основном из кремнезема. Форма и поверхность кремниевых телец несколько различаются у изученных видов и образцов (рис. 4, *2*, *3а*, *б*; табл. II, *7—9*). Верхняя камера клетки полностью заполнена аморфным прозрачным бесцветным содержимым (на табл. II, *7*, *8* оно показано стрелкой), очевидно, в основном кремниевым, и видна лишь после его растворения в плавиковой или серной кислотах (табл. II, *10*, *11*); ее стенки пористые с тонкой сетчато-ямчатой скульптурой.

Эндокарпий образован крупными толстостенными сжатыми клетками, в очертании лопастными (звездчатыми).

Дополнительный покров плода различается по строению у изученных образцов 2 видов. У *D. caffra* он 15—35 мкм толщ., 4-слойный, образован сжатыми тонкостенными клетками, плохо различимыми на срезе, содержащими хлоропласты и небольшое количество танинов (рис. 4, *2*; табл. II, *5*). Многочисленные проводящие пучки с обкладкой из содержащих танины клеток образуют сеть жилок, видимую с поверхности плода. Наружная эпидерма с утолщенными наружными тангенциальными клеточными стенками несет одноклеточные толстостенные волоски, оболочка которых импрегнирована кремнеземом, в их полости иногда также можно видеть аморфное кремниевое содержимое. В наружной эпидерме встречаются группы крупных толстостенных, радиально удлиненных клеток с беловатым полупрозрачным содержимым, возможно кремнеземом.

У *D. capensis* (рис. 4, *3а*) этот покров плода имеет более рыхлую структуру: между клетками, сжатыми или неправильной формы с отростками, развиваются крупные межклетники. В соплодии (рис. 4, *3б*) дополнительный покров плода толстый (65—80 мкм толщ.), многослойный, образован 7—8 слоями сжатых крупных толстостенных клеток с твердым темным аморфным содержимым (танинами); их

оболочки бесцветные и нелигнифицированные. Клетки наружной эпидермы содержат не танины, а хлоропласты, клетки внутренней эпидермы сравнительно тонкостенные.

Обсуждение

Проведенное исследование показало, что 4 рода трибы *Forsskaoleae* четко обособлены по строению перикарпия. Этот признак является диагностическим и может быть использован при создании ключа для определения родов. Деления на подтрибы, однако, не наблюдается.

Систематика рода *Droguetia*, по словам Friis и Wilmot-Dear (1988), недостаточно разработана. По нашим данным, в этом роде можно различить 2 группы видов с различным морфологическим строением плода — неопушенным (*D. iners*) или опушенным (*D. ambigua*). По строению перикарпия изученный вид второй группы не отличается от видов рода *Forsskaolea*. Система этих 2 родов должна быть пересмотрена с учетом новых данных анатомии плода.

Различия между родами касаются структуры всех зон перикарпия, однако общим является наличие в его тканях большого количества танинов. Экзокарпий либо в основном пленчатый, из тонкостенных клеток (*Forsskaolea*), либо твердый, образован толстостенными клетками (*Australina*) или тонкостенными, заполненными танинами (*Droguetia*); у *Didymodoxa* утолщенными, твердыми и содержащими кремнезем являются лишь внутренние (и частично радиальные) стенки клеток экзокарпия. Мезокарпий твердый, различным образом дифференцирован у родов: слои (один или несколько) толстостенных (редко более или менее тонкостенных) сжатых клеток, не содержащих кристаллы, составляют либо наружную часть мезокарпия, либо внутреннюю (у *Didymodoxa*). Кристаллоносный слой (или несколько слоев у *Forsskaolea*) содержит кристаллы оксалата кальция (*Forsskaolea*, *Australina*), друзы (*Droguetia*) или, скорее, кремниевые тельца (*Didymodoxa*); у *Australina* кристаллы мелкие и редкие. Род *Didymodoxa* отличается от других родов трибы структурой кристаллоносных клеток: их внутренняя тангенциальная стенка (и частично радиальные) лигнифицирована, верхняя часть клетки заполнена аморфным минеральным содержимым; клетки граничат с толстой, содержащей кремнезем внутренней тангенциальной стенкой клеток вышележащего слоя. По нашим наблюдениям, этот род сходен по данному признаку с родом *Oreocnide* из трибы *Boehmerieae*.

Эндокарпий у всех родов форскалиевых не деревянистый, образован сжатыми, содержащими танины клетками с утолщенной оболочкой, в очертании со слегка (или сильно у *Didymodoxa*) извилистыми стенками. Общая черта строения перикарпия — отсутствие лигнифицированного эндокарпия из очень толстостенных склереид — отличает трибу *Forsskaoleae* от родственной трибы *Boehmerieae* и других триб семейства крапивных. Перикарпий в отличие от такового других триб не расслаивается на «косточку» (лигнифицированный эндокарпий с прилегающим кристаллоносным слоем) и наружную нелигнифицированную часть. Слизесодержащий экзокарпий, столь характерный для трибы *Urticeae* (Кравцова, 1997), в трибе *Forsskaoleae* встречается очень редко (спорадически у *F. candida*).

Полученные результаты подтверждают самостоятельность трибы *Forsskaoleae* и ее близкое родство с трибой *Boehmerieae*. Обе происходят, вероятно, от общего предка, что предполагает также Friis (1989). Эти выводы согласуются с нашими данными по анатомии семенной кожуры. В перикарпии *Droguetia* (*D. iners*) как бы комбинируются структурные признаки перикарпия 2 родов из трибы бомериевых — *Chamabainia* (экзокарпий) и *Pouzolzia* (наружные слои мезокарпия). Строение перикарпия в роде *Forsskaolea*, возможно, наиболее древнем в трибе, с большим числом однотипных кристаллоносных слоев сходно, по результатам исследований, проведенных совместно с I. Friis и C. M. Wilmot-Dear (Kravtsova et al., 2000), с архаичным строением перикарпия у неотропических представителей рода *Boehmeria*. Можно предположить, что от этого примитивного типа возник перикарпий других родов

трибы путем сокращения числа кристаллоносных слоев и самих кристаллов, дифференциации мезокарпия на зоны, а также трансформации экзокарпия. Другой тенденцией является развитие дополнительного покрова плода из околоцветника: он все более тесно примыкает к перикарпию и в роде *Didymodoxa*, как мы предполагаем, уже не отделяется от него. Возможно, изменение структуры плода происходило параллельно с изменением жизненной формы от полукустарников и многолетних травянистых растений (*Forsskaolea*) к однолетним травам (*Didymodoxa*).

В 2 родах рассматриваемой трибы — *Forsskaolea* и *Didymodoxa* — имеется значительный полиморфизм плодов. Род *Forsskaolea* является одним из немногих родов крапивных, которые в Африке и Западной Азии адаптированы к теплым и сухим местообитаниям (Friis, 1988). Для него отмечена синаптоспермия (Zohary, 1937; Pijl, 1982) — объединение (в соплодии) нескольких односемянных плодов в одну составную диаспору. Это явление, описанное S. Murbeck (1920), часто встречается в сообществах с аридным климатом. Как указывал Murbeck и затем дополнил L. van der Pijl (1982), оно дает растениям в этих условиях ряд преимуществ в защите семян от пересыхания, ограничении дисперсии и др. В настоящем исследовании в роде *Forsskaolea* обнаружено значительное внутривидовое варьирование структуры перикарпия и перекрывание этих признаков у видов. Выяснено также, что синаптоспермия сочетается у *Forsskaolea* с гетерокарпией. Согласно предложенной В. Ф. Войтенко (1989) классификации гетерокарпии (гетеродиаспории) у покрытосеменных растений, в этом роде существуют 2 формы гетерокарпии s. l., которые накладываются одна на другую. Одна — гетерокарпия s. str. в ее необычной форме, когда морфологически очень сходные плоды одного соплодия различаются по величине семени и анатомии перикарпия; другая — неэквивалентная гетеросинкарпия, когда диаспоры (соплодия) различаются по количеству плодов (1—5) и анатомии их перикарпия. На одном растении могут быть и плоды, и соплодия.

Можно предположить, что биологическое значение гетерокарпии в этом роде заключается в формировании физиологически разных плодов, с разным временем прорастания семян. Это характерная черта многих гетерокарпных видов растений. Кроме того, разделение прорастания во времени позволяет в случае синаптоспермии избежать конкуренции между проростками. У видов рода *Aegilops* (*Poaceae*) со сходной формой гетеросинкарпии в одной диаспоре обнаружены разнокачественные зерновки, различающиеся по величине и наличию покоя семян (Datta et al., 1970; Войтенко, 1981; Maraňón, 1987).

«Двойные» плоды (соплодия) у видов рода *Didymodoxa* были впервые описаны Friis и Wilmot-Dear (1988), которые отмечают, что они лишь иногда развиваются на растениях, имеющих обычные плоды. У *D. caffra* они встречаются изредка, при этом только в сборах из Намибии, а в материале из Восточной и Северной Африки отсутствуют. Такой полиморфизм плодов, по-видимому, нельзя назвать гетерокарпией, природа этого явления остается неясной. Нами выяснено, что покров плода, образованный, вероятно, околоцветником, резко различается по анатомическому строению в обеих диаспорах. Необычные формы полиморфизма плодов у представителей данной трибы заслуживают дальнейшего более детального изучения.

В заключение благодарю за предоставленный материал кураторов гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова и Королевских ботанических садов в Кью, лично И. А. Грудзинскую и С. М. Wilmot-Dear, за присланную литературу — I. Friis, за критический анализ рукописи — Е. Н. Немирович-Данченко, за консультации по некоторым вопросам — О. В. Яковлеву, за помощь в работе на СЭМ — Л. А. Карцеву.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Войтенко В. Ф. Гетерокарпия у видов *Aegilops* L. // Теоретические и методические вопросы изучения семян интродуцированных растений. Баку, 1981. С. 70—71.

Войтенко В. Ф. Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 281—296.

Кравцова Т. И. Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 12—29.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина). СПб., 1997. С. 74—75.

Кравцова Т. И., Яковлева О. В. Особенности строения кристаллоносных клеток перикарпия *Urticaceae* // Там же. С. 185—186.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраскульптура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Engler A. Urticaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. T. 3. Abt. 1. S. 98—118.

Datta S. C., Evenary M., Gutterman Y. The heteroblasty of *Aegilops ovata* L. // Isr. J. Bot. 1970. Vol. 19. N 2-3. P. 463—483.

Friis I. Distribution patterns and biological observations in the *Urticaceae* of Sub-Saharah Africa, Madagascar, and the Mascarenes // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 25. P. 527—542.

Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special volume No. 40B. Oxford, 1989. Vol. 2: «Higher» *Hamamelidae*. P. 285—308.

Friis I., Wilmot-Dear C. M. A revision of the tribe *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) // Nord. J. Bot. 1988. Vol. 8. P. 25—59.

Gaudichaud C. Botanique // de Freycinet L. Voyage autour du monde ... executé sur corvettes de S. M. l'Uranie et la Physicienne. Paris. 1830. Pt 12. P. 465—522.

Hutchinson J. The genera of flowering plants (*Angiospermae*). Oxford, 1967. Vol. 2. 659 p.

Kravtsova T. I., Friis I., Wilmot-Dear C. M. Morphology and anatomy of fruits in New World *Boehmeria* in relation to taxonomy // Kew Bull. 2000. Vol. 55. P. 43—62.

Marañón T. Ecologia del polimorfismo somàtico de semillas y la sina ptospermia en *Aegilops neglecta* Rex. ex Bertol. // An. Jard. bot. Madrid, 1987. T. 44. N 1. P. 97—107.

Murbeck S. Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. II. Die Synaptospermie // Lunds Univ. Arsskr. N. F. 1920. Avd. 2. Bd 17. N 1. 52 p.

Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. New York, 1982. 215 p.

Weddell H. A. Revue de la famille des Urticacées // Ann. Sci. Nat. Bot. 1854. Sér. 4. N 1. P. 173—212.

Weddell H. A. Monographie de la famille des Urticacées. Paris, 1856—1857.

Weddell H. A. Urticacèes // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis / Ed. by A. De Candolle. 1869. Pars 16, 1. P. 32—235.

Zohary M. Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. I. Die antitelechorischen Erscheinungen // Beih. Bot. Centralbl. 1937. Bd 56. Abt. A. N 1. S. 1—155.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 III 1999

SUMMARY

In all genera of the tribe *Forsskaoleae* — *Forsskaolea*, *Droguetia*, *Australina* and *Didymodoxa* fruit morphology and pericarp and fruiting perianth (where present) anatomy are described. The presence of numerous vascular bundles in outer zone of *Didymodoxa* fruit wall provides difficulties with cell layers identification. A hypothesis about its perianthal origin is adopted. In genera *Forsskaolea* and *Didymodoxa* fruit polymorphism is studied and anatomical differences between heteromorphic diaspores are revealed. Pericarp structure is found to have characteristic features in every genus and may be used for genera diagnosis. Differences between genera involve structure of all pericarp zones, but large quantity of tannins and the absence of lignified endocarp of thick-walled sclereids are in common. The latter character separates the tribe *Forsskaoleae* from related tribe *Boehmerieae*. Genus *Didymodoxa* differs from other genera of the tribe in crystalliferous cells structure: inner tangential (and partly radial) walls are lignified, upper chamber of cells is filled with amorphous transparent silica; outer tangential cell walls are contiguous to thick silicified inner cell walls of upper layer; *Didymodoxa* resembles genus *Oreocnide* (tribe *Boehmerieae*) by these features. In genus *Forsskaolea* pericarp structure, with large number of homotypic crystalliferous layers, is similar to primitive pericarp structure in neotropical *Boehmeria* species (Kravtsova, Friis, Wilmot-

Dear, 2000). The results obtained suggest that the tribe *Forsskaoleae* is a natural taxon, closely related with the tribe *Boehmerieae*. As I. Friis (1989) supposed, both originate, apparently, from common ancestor. These results are in agreement with the opinion of I. Friis and C. M. Wilmot-Dear (1988) that an infrageneric division of genus *Droguetia* is not tenable. Two groups of species with different morphological structure of fruit may be distinguished within the genus: (I) those with glabrous fruits (*D. iners*) and (II) those with lanate fruits (*D. ambigua*). The species investigated of group II does not differ from *Forsskaolea* species by pericarp structure. The system of two genera must be, therefore, revised with regard to new data on fruit anatomy.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.331(571.511)

© А. Л. Жукова, Н. В. Матвеева

ПЕЧЕНОЧНИКИ ТАЙМЫРА

A. L. ZHUKOVA, N. V. MATVEYEVA. THE LIVERWORTS OF THE TAYMYR PENINSULA

Приведен список печеночников Таймыра в пределах зон тундр и полярных пустынь, насчитывающий 127 видов, относящихся к 44 родам и 23 семействам. Проведены таксономический и географический анализы флоры, дана оценка встречаемости видов и их роли в растительных сообществах по зональному градиенту от южных тундр до полярных пустынь.

Ключевые слова: флора, печеночники, Таймыр.

Начало изучения печеночников п-ова Таймыр восходит к концу XIX в. Первой коллекцией, образцы которой не сохранились, были сборы А. Бирули во время экспедиции на шхуне «Вега» в 1878 и 1879 гг. Коллекцию обработал известный специалист H. Arnell (1918). В опубликованном им списке для Таймыра приводились 8 видов. После этого на протяжении почти 60 лет специальных сборов печеночников не было. Лишь единичные образцы собирали разные коллекторы, в основном геоботаники, работавшие на Таймыре во время землеустроительных экспедиций. Систематически печеночники начали коллекционировать сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР начиная с 1965 г. В результате была собрана обширная коллекция, которая и послужила основой предлагаемой статьи.

После упомянутой выше статьи первые специальные работы опубликовала Е. А. Зенкова (1953, 1954). Позднее появилась серия статей по печеночникам из разных районов Таймыра (Жукова, 1973, 1974, 1978, 1979, 1981, 1986; Благодатских и др., 1979а, б; Благодатских, Дуда, 1982; Жукова, Матвеева, 1986). Некоторые данные о них приводились в геоботанических работах (Матвеева, 1968, 1979а, б; Полозова, 1970; Матвеева и др., 1973; Матвеева, Заноха, 1986). Эти публикации, а также личные сообщения А. Л. Жуковой послужили основой для первого общего списка печеночников Таймыра в сводке по этой группе споровых растений для Российской Арктики (Константинова, Потемкин, 1996). В связи с изучением проявления зональности в растительном покрове Арктики был сделан предварительный анализ их флоры (Матвеева, 1998). В данной работе мы приводим список печеночников Таймыра и рассматриваем особенности их распределения в пределах зон тундр и полярных пустынь, а также оцениваем их роль в растительных сообществах на зональном градиенте. Кроме ранее опубликованных дополнительно включены данные еще по нескольким районам.

Территория

П-ов Таймыр расположен в центре северного побережья Евразийского материка. Его площадь около 400 000 км², протяженность с юга на север около 900 км. Это массивная, преимущественно равнинная территория, наиболее выдвинутая к северу. Ее северная оконечность, мыс Челюскин, располагается на широте 77° 43′ с. ш. Южная граница полуострова естественно совпадает с плато Путорана. На Таймыре отсутствуют как обширные заболоченные низины, так и высокие горные поднятия.

Горная система Бырранга, протянувшаяся через полуостров с запада на восток, в большей части не превышает 400—600 м над ур. м., лишь на востоке поднимаясь немного выше 1000 м. Основные почвообразующие породы — морские четвертичные отложения. По механическому составу почвы — преимущественно суглинистые (от легко- до тяжело-). В некоторых районах есть монтмориллониты, реже встречаются выходы песков (Васильевская, 1980). Почвы имеют слабокислую реакцию, которая к северу постепенно меняется и становится нейтральной в полярных пустынях. Горные гряды сложены преимущественно базальтами и долеритами, но имеются также выходы карбонатных пород.

Климат Таймыра арктический континентальный. Среднегодовая температура воздуха примерно –14 °С. Только 3 месяца (июнь, июль, август) имеют положительную среднемесячную температуру. Для периода вегетации характерен резкий тепловой градиент: среднемесячная температура самого теплого месяца — июля — меняется от 12° на юге до 2 °С на севере.

Таймыр — единственное место не только в Евразии, но и на всем земном шаре, где на значительной материковой территории развиты все подзоны тундр, а также зона полярных пустынь, во всех остальных районах представленная только на островах (Чернов, Матвеева, 1979). Таймыр характеризуется не только наибольшей полнотой спектра подзон тундры, но и их значительной протяженностью. Именно здесь тундровая зона находится в наиболее высоких широтах. Характеристику растительности полуострова можно найти в ряде публикаций (Матвеева и др., 1973; Матвеева, 1978, 1979а, б, 1998; Матвеева, Заноха, 1986; Чернов, Матвеева, 1979, 1986; Matveyeva, 1994).

Материалы и методика

Материалы, которые легли в основу данной статьи, включают образцы, собранные многими коллекторами в разных районах в разные годы. Их можно разделить на 4 группы: единичные конверты, образцы к геоботаническим описаниям, экземпляры среди образцов лишайников и листостебельных мхов и сборы печеночников. Основу обработанной коллекции, которая в целом насчитывает около 9000 конвертов, составляют специальные сборы авторов. Мы приводим данные по 17 пунктам, которые располагались в 3 подзонах тундр и в зоне полярных пустынь (рис. 1; табл. 1). Сборы проводили преимущественно в равнинных территориях, но были представлены и горные районы (оз. Косо-Турку на западе и плато Тулай-Киряка на востоке).

Бóльшая часть коллекции хранится в гербарии Отдела низших растений БИН РАН в Санкт-Петербурге. Много образцов, содержащих печеночники, имеются в гербарии Таллинского ботанического сада АН Эстонии.

В таблицах и рисунках приняты следующие обозначения.

Географические элементы. Широтный: А — арктический; АА — арктоальпийский; ГА — гипоарктический, в т. ч. гипоарктомонтанный; АБ — арктобореальный; Б — бореальный; П — полизональный. Долготный: Ц — циркумполярный; Ц– — почти циркумполярный с небольшими разрывами в ареале; ЕА — евразийский; АмАз — американо-азиатский; ГрЕА — гренландско-евразийский. **Репродуктивное состояние:** В — выводковые почки, П — периантии, Ар — архегонии, Ан — антеридии, С — спороношение. **Встречаемость** (по 5-балльной шкале): ОР — очень редко (1—4 образца не более чем в 2—3 пунктах), Р — редко (5—10 образцов в 2—3 пунктах), С — спорадично (более 10 образцов в 4—6 пунктах), О — обычно (более 10, но менее 100 образцов более чем в 6 пунктах), ОЧ — очень часто (более 100 образцов), для массовых видов при оценке общей встречаемости кроме данных по коллекции учитывали также информацию геоботанических описаний и полевых наблюдений.

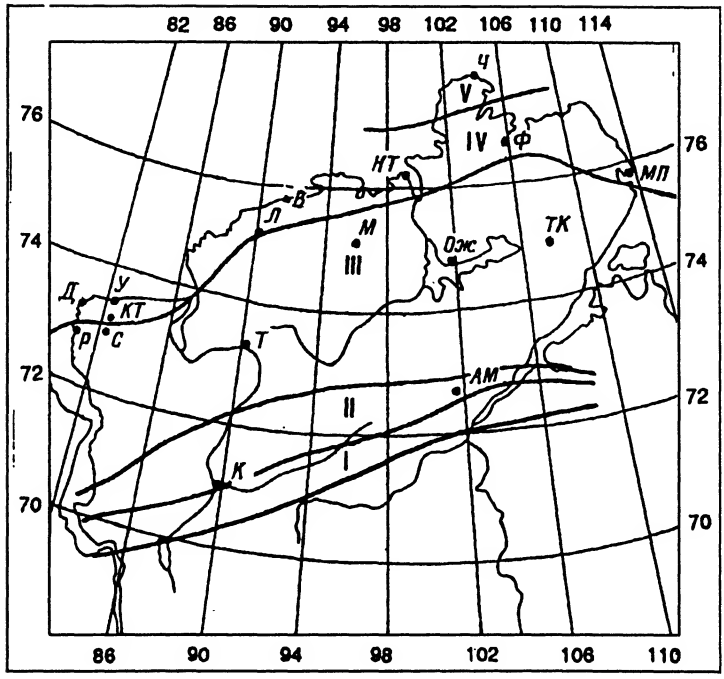


Рис. 1. Расположение пунктов исследования флоры печеночников (аббревиатура использована в табл. 2, 5 и 7 и на рис. 2).

АМ — урочище Ары-Мас, *К* — пос. Кресты, *Т* — пос. Тарея, *С* — р. Сыралдасай, *Р* — р. Рагозинка, *Ож* — бухта Ожидания, *ТК* — плато Тулай-Киряка, *М* — р. Мамонтовая, *КТ* — оз. Косо-Турку, *Д* — пос. Диксон, *У* — р. Убойная, *Л* — р. Ленивая, *В* — бухта Восточная, *НТ* — р. Нижняя Таймыра, *МП* — бухта Марии Прончищевой, *Ф* — залив Фаддея, *Ч* — мыс Челюскин. *I* — лесотундра, *II* — южные тундры, *III* — типичные тундры, *IV* — арктические тундры, *V* — полярные пустыни (по: Чернов, Матвеева, 1979).

Результаты

Общее таксономическое разнообразие печеночников Таймыра

В приведенном ниже списке (табл. 2) семейства и роды располагаются по системе, принятой Н. А. Константиновой с соавт. (1992), а виды в пределах рода — по алфавиту. Объем рода рассматривается согласно А. Д. Потемкину (Potemkin, 1993). Названия видов даны по сводке Константиновой и Потемкина (1996).

В данный список не включены следующие виды, приводимые ранее для Таймыра Константиновой и Потемкиным (1996) на основании статьи S. Lindberg, H. Arnell (1889): *Calycularia laxa* Lindb. et H. Arnell, *Chiloscyphus rivularis* (Schrad.) Hazsl., *Gymnomitrion apiculatum* (Schiffn.) K. Muell., *Isopaches bicrenatus* (Schmid. ex Hoffm.) Buch, *Mannia pilosa* (Horn.) Frey et Clark, *Nardia breidleri* (Limpr.) Lindb., *Riccia bifurca* Hoffm., *R. cavernosa* Hoffm., *R. glauca* L., поскольку они найдены южнее границы леса в окрестностях г. Дудинка или в устье р. Енисей (мыс Толстый Нос).

Не включены также несколько видов, нахождение которых на Таймыре вызывает сомнение. Так, *Scapania calcicola* (H. Arnell et J. Perss.) Ingham s. str. имеет приатлантическое европейское распространение. На Таймыре встречается лишь ее арктическая раса, выделенная в самостоятельный вид *S. ligulifolia* Schust. Указание *Jungermannia borealis* Damsh. et Váňa в сводке Константиновой и Потемкина (1996) основано на нашем прежнем сообщении (Жукова, 1973) о нахождении *J. atrovirens* Dum. в окрестностях пос. Тарея. Последний вид в Арктику не заходит (а именно он может быть спутан с *J. borealis*). Из-за отсутствия образца для переопределения вид не приводится.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика коллекционных образцов печеночников Таймыра

Район сбора	Координаты		Год	Коллектор
	с. ш.	в. д.		
Южные тундры				
Урочище Ары-Мас	72° 30′	101° 40′	1969—1976	Афонина, Жукова, Норин
Пос. Кресты, ср. течение р. Пясины	70° 50′	89° 45′	1975—1977	Жукова, Заноха, Матвеева
Типичные тундры				
Пос. Тарея, ср. течение р. Пясины	73° 15′	90° 35′	1965—1970	Благодатских, Жукова, Матвеева
Ср. течение р. Сырадасай	72° 45′	83° 30′	1982	Матвеева
Нижнее течение р. Рагозинки	72° 50′	80° 50′	1982, 1983, 1986	Жукова, Заноха, Матвеева
Озеро Таймыр, бухта Ожидания	74° 36′	101° 44′	1949	Тихомиров
Плато Тулай-Киряка	74° 50′	107° 50′	1973	Матвеева
Р. Мамонтовая	75° 20′	96°	1946, 1947	Тихомиров
Арктические тундры				
Озеро Косо-Турку	73° 10′	80° 30′	1986	Матвеева
Пос. Диксон	73° 30′	80° 35′	1977—1979	Жукова, Заноха, Матвеева
Устье р. Убойной	73° 40′	82° 20′	1981, 1988, 1990	Заноха, Матвеева
Ср. течение р. Ленивой	75°	90°	1980	Матвеева
Бухта Восточная	75° 43′	91° 45′	1946, 1947	Тихомиров
Низовья р. Усть-Таймыра	76°	99° 40′	1946, 1947	Тихомиров
Бухта Марии Прончищевой	75° 30′	113° 30′	1972, 1973	Матвеева
Залив Фаддея	76° 35′	106° 30′	1972	Сафронова
Полярные пустыни				
Мыс Челюскин	77° 43′	104° 15′	1973	Матвеева

Достаточно проблематичен видовой статус *Marsupella aquatica* (Lindenb.) Schiffn., и здесь он рассматривается в объеме *M. emarginata* (Ehrh.) Dum. s. l. Точно так же *Lophozia confertifolia* Schiffn. включен в *L. ventricosa* (Dicks.) Dum. s. l. Оставлен в списке приводимый для Таймыра *Nardia scalaris* S. Gray (Константинова и др., 1992; Потемкин, 1993; Константинова, Потемкин, 1996), хотя, скорее всего, определения были основаны на образцах *N. geoscyphus* (De Not.) Lindb.

Таким образом, вместо приводимых ранее цифр о богатстве печеночников Таймыра (141 вид, по: Константинова, Потемкин, 1996; 131 вид, по: Матвеева, 1998) мы предлагаем принять, что севернее границы леса на Таймыре достоверно встречаются 127 видов, относящихся к 44 родам и 23 семействам. Из них 8 видов имеют по 2 разновидности/формы и один — 3.

Полнота выявления флоры в разных районах неравноценна. Всего по 14—23 вида приведено для рек Мамонтовая, Ленивая, Усть-Таймыра, бухты Восточная и залива

ТАБЛИЦА 2

Таксономический состав и распределение печеночников на широтном градиенте Таймыра в пределах зон тундр и полярных пустынь

Таксон	Тундры																Полярные пустыни	Встречаемость	Репродуктивное состояние	Географический элемент	
	Южные		Типичные						Арктические											широтный	долготный
	АМ	К	Т	С	Р	Ож	ТК	М	КТ	Д	У	Л	В	НТ	МП	Ф	Ч				
Pelliaceae																					
Pellia epiphylla (L.) Corda				+														ОР	П	АБ	Ц
P. neesiana (Gott.) Limpr.				+														ОР	П	Б	Ц
Pallaviciniaceae																					
Moerckia blyttii (Moerck) Brockm.				+														ОР		АА	Ц–
M. hibernica (Hook.) Gott.					+					+								Р	В	Б	Ц
Blasiaceae																					
Blasia pusilla L.		+			+													ОР	В	Б	Ц
Aneuraceae																					
Aneura pinguis (L.) Dum.	+	+	+		+					+	+						+	О	В, С	П	Ц
Herbertaceae																					
Herbertus sakurai (Warnst.) Hatt							+											ОР		АА	АмАз
Trichocoleaceae																					
Pseudolepicolea fryei (H. Perss.) Grolle et Ando			+															ОР		А	АмАз
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum. var. *trichophyllum*		+				+		+					+					С		Б	Ц
B. trichophyllum var. brevirete Bryhn et Kaal.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ОЧ		А	Ц
Antheliaceae																					
Anthelia julacea (L.) Dum.			+															ОР		ГА	Ц
A. juratzkana (Limpr.) Trev.		+	+		+		+		+	+	+				+		+	ОЧ	П, С	АА	Ц

Jungermanniaceae																					
Tetralophozia setiformis (Ehrh.) Schljak.		+				+	+	+	+	+			+	+	+		+	О		АА	Ц
Barbilophozia atlantica (Kaal.) K. Muell.						+												Р		ГА	Ц–
B. barbata (Schmid. ex Schreb.) Loeske	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+	+		О		Б	Ц
B. binsteadii (Kaal.) Loeske	+	+		+	+	+		+		+			+	+				О	В	АА	Ц
B. floerkei (F. Web. et Mohr.) Loeske			+											+				О, Р	В	ГА	Ц–
B. hatcheri (Evans) Loeske		+							+	+								Р		АА	Ц
B. hyperborea (Schust.) R. Stotl. et B. Stotl. ex Potemkin			+		+		+			+								Р		ГА	Ц–
B. kunzeana (Hueb.) K. Muell.	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	О, Ч	П	ГА	Ц
B. lycopodioides (Wallr.) Loeske						+				+								О, Р		ГА	Ц
B. quadriloba (Lindb.) Loeske f. *quadriloba*	+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+		+		+	О, Ч	П	АА	Ц
B. quadriloba f. *glareosa* (Joerg.) Potemkin			+															О, Р			
Lophozia badensis (Gott. ex Rabenh.) Schiffn. ex Dalla Torre et Sarnth.			+		+					+							+	Р	П	АА	Ц
L. bantriensis (Hook.) Joerg.	+		+															О, Р		ГА	Ц
L. collaris (Nees) Dum.			+															О, Р		ГА	Ц
L. excisa (Dicks.) Dum. var. *excisa*	+		+	+	+				+	+	+				+		+	О	В,П,С	АБ	Ц
L. excisa var. *elegans* Schust.					+													О, Р			
L. gillmanii (Aust.) Schust.		+		+	+													Р	П	ГА	Ц
L. grandiretis (Lindb. ex Kaal.) Schiffn.		+	+															Р	В	ГА	Ц
L. heterocolpos (Thed. ex Hartm.) M. A. Howe var. *heterocolpos*		+	+	+	+		+			+	+				+	+	+	О	В,П	ГА	Ц

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Тундры																Полярные пустыни	Встречаемость	Репродуктивное состояние	Географический элемент	
	Южные		Типичные						Арктические											широтный	долготный
	АМ	К	Т	С	Р	Ож	ТК	М	КТ	Д	У	Л	В	НТ	МП	Ф	Ч				
Lophozia heterocolpos var. *arctica* (S. Arnell) Schust. et Damsh.					+					+								О,Р	П		
L. heterocolpos var. *harpanthoides* (Bryhn et Kaal.) Schust.			+		+		+								+		+	Р			
L. heteromorpha Schust. et Damsh.									+									О,Р	П	А	ГрЕА
L. incisa (Schard.) Dum. var. *incisa*		+	+	+	+	+	+		+	+	+							О	В,П	Б	Ц
L. incisa var. *inermis* K. Muell.			+															О,Р			
L. jurensis Meyl. ex K. Muel.							+						+		+			ОР	П	ГА	Ц
L. longidens (Lindb.) Macoun	+		+		+		+											Р	В	Б	Ц
L. longiflora (Nees) Schiffn.	+				+					+	+							Р	ПС	ГА	Ц
L. major (C. Jens.) Schljak.	+	+		+	+						+				+			С	В,П	А	Ц
L. obtusa (Lindb.) Evans						+												ОР		ГА	Ц–
L. opacifolia Culm. ex Meyl.		+	+	+	+	+			+	+	+							О	В,П,С	АА	Ц–
L. pellucida Schust. var. *minor* Schust.					+													ОР	В	А	Ц
L. rutheana (Limpr.) M. A. Howe	+	+	+	+	+	+				+								С		ГА	Ц
L. cf. *savicziae* Schljak.				+	+		+		+	+	+							С	В,П,С	А	ЕА
L. sudetica (Nees ex Hueb.) Grolle	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+			+	+	+	ОЧ	В,П,С	ГА	Ц

L. ventricosa (Dicks.) Dum. s. l.	+	+	+	+	+					+								О	В,П,С	Б	Ц
L. wenzelii (Nees) Steph.	+	+			+	+	+	+	+	+	+		+		+			О	В,П,С	ГА	Ц
Gymnocolea inflata (Huds.) Dum. var. *inflata*	+					+												ОР		ГА	Ц
G. inflata var. *acutiloba* (Kaal.) S. Arnell							+								+			ОР			
Anastrophyllum cavifolium (Buch et S. Arnell) Lammes			+															Р	В	А	Ц
A. minutum (Schreb.) Schust. var. *minutum*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ОЧ	В,П	ГА	Ц
A. minutum var. *grandis* (Lindb.) Schust.	+		+				+		+						+	+		Р	В		
A. saxicola (Schrad.) Schust.	+	+				+												Р		АА	Ц
A. sphenoloboides Shust.						+				+								Р	П	А	Ц
Tritomaria exsectiformis (Breidl.) Schiffn. ex Loeske	+	+	+			+			+								+	РР	В	Б	Ц
T. heterophylla Schust.			+	+			+		+	+	+							Р	В,П	А	Ц–
T. quinquedentata (Huds.) Buch	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ОЧ	В,П	ГА	Ц
T. scitula (Tayl.) Joerg.		+	+		+		+			+	+	+					+	Р	В	ГА	Ц
Mesoptychia sahlbergii (Lindb. et H. Arnell) Evans	+	+	+	+	+	+				+	+		+		+	+	+	О	Ан	А	Ц–
Jungermannia confertissima Nees		+																ОР	П,С	ГА	Ц
J. hyalina Lyell					+										+			ОР		Б	Ц
J. jenseniana Grolle		+			+													ОР	П	ГА	Ц–
J. obovata Nees s. l.					+					+	+				+			Р	П	ГА	Ц
J. pumila With.			+		+					+								Р	П	ГА	Ц
J. polaris Lindb.		+		+	+	+				+	+				+		+	ОЧ	П,С	АА	Ц
Nardia geoscyphus (De Not.) Lindb. var. *geoscyphus*				+	+				+	+	+				+			С	П,С	ГА	Ц
N. geoscyphus var. *bifida* Schust.											+				+			ОР	Ан		
N. scalaris S. Gray			+															ОР		Б	Ц–

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Тундры																Полярные пустыни	Встречаемость	Репродуктивное состояние	Географический элемент	
	Южные		Типичные						Арктические											широтный	долготный
	АМ	К	Т	С	Р	Ож	ТК	М	КТ	Д	У	Л	В	НТ	МП	Ф	Ч				
Cryptocolea imbricata Schust.			+		+									+				ОР	П	А	Ц
Mylia anomala (Hook.) S. Gray	+													+				ОР		Б	Ц
Gymnomitriaceae																					
Prasanthus suecicus (Gott.) Lindb.					+				+	+								Р	П,С	АА	ГрЕА
Marsupella emarginata (Ehrh.) Dum. s. l.						+												ОР		Б	Ц–
M. sprucei (Limpr.) H. Bern.									+									ОР	П,С	АА	Ц
Gymnomitrion concinnatum (Lightf.) Corda							+		+	+	+				+		+	О		АА	Ц
G. corallioides Nees	+	+		+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	ОЧ	Ар	АА	Ц–
Scapaniaceae																					
Scapania brevicaulis Tayl.		+			+		+			+	+							Р	В	АА	Ц
S. curta (Mart.) Dum.			+		+													ОР		Б	Ц
S. cuspiduligera (Nees) K. Muell. var. *cuspiduligera*		+			+					+	+							С	В	АА	Ц
S. cuspiduligera var. *diplophyllopsis* Schust.			+		+													ОР			
S. degenii Schiffn. ex K. Muell.	+				+		+		+			+					+	С		АА	Ц
S. gymnostomophila Kaal.	+	+	+	+	+		+			+	+				+	+	+	О	В	ГА	Ц
S. hyperborea Joerg.					+			+	+	+					+		+	С	В	АА	Ц
S. irrigua (Nees) Nees	+	+	+		+				+	+	+	+			+			О	В	АБ	Ц
S. kaurinii Ryan							+		+	+								ОР	В,П	АА	Ц
S. ligulifolia Schust.					+		+											ОР	В	А	Ц–

S. mucronata Buch subsp. *praetervisa* (Meyl.) Schust.				+	+		+										+	Р	ВАн	АА	Ц
S. nemorea (L.) Grolle subsp. *crassiretis* (Bryhn) Potemkin						+				+			+				+	Р	В	АА	Ц
S. obcordata (Berggr.) S. Arnell		+			+				+	+	+		+	+				О	В,П	А	Ц
S. paludicola Loeske et K. Muell.	+		+														+	ОР		ГА	Ц
S. scandica (H. Arnell et Buch) Macv.		+	+	+	+		+		+	+	+						+	С	В	ГА	Ц
S. simmonsii Bryhn et Kaal.	+	+	+				+			+	+				+	+	+	С		А	Ц–
S. spitsbergensis (Lindb.) K. Muell.							+		+									С	В,П	АА	Ц–
S. subalpina (Nees ex Lindenb.) Dum.							+			+								ОР		ГА	Ц
S. tundrae (H. Arnell) Buch					+										+			Р	В	А	Ц–
S. uliginosa (Lindenb.) Dum.					+				+	+								ОР	В,Ан	ГА	Ц
S. undulata (L.) Dum.	+	+													+			ОР		Б	Ц
Diplophyllum taxifolium (Wahlenb.) Dum.										+								ОР		ГА	Ц
Geocalycaceae																					
Lophocolea minor Nees					+													ОР	В	Б	Ц
Chiloscyphus fragilis (A. Roth) Schiffn.		+	+	+	+				+	+	+				+			О		ГА	Ц
C. pallescens (Ehrh. ex Hoffm.) Dum.	+	+																Р		Б	Ц
Plagiochilaceae																					
Plagiochila porelloides (Torrey ex Nees) Lindenb.	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	ОЧ	П	АБ	Ц
Arnelliaceae																					
Arnellia fennica (Gott.) Lindb.	+	+	+	+	+						+				+		+	О		АА	Ц
Calypogeiaceae																					
Calypogeia neesiana (C. Mass. et Carest.) K. Muell.	+																	ОР		Б	Ц
C. muelleriana (Schiffn.) K. Muell.	+																	ОР		Б	Ц

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Таксон	Тундры																Полярные пустыни	Встречаемость	Репродуктивное состояние	Географический элемент	
	Южные		Типичные						Арктические											широтный	долготный
	АМ	К	Т	С	Р	Ож	ТК	М	КТ	Д	У	Л	В	НТ	МП	Ф	Ч				
Cephaloziaceae																					
Pleurocladula albescens (Hook.) Grolle														+	+			ОР		АА	Ц
Cladopodiella fluitans (Nees) Buch	+	+																ОР		Б	Ц
Cephalozia ambigua C. Mass.					+				+	+	+			+				Р	В,П	АА	Ц
C. bicuspidata (L.) Dum.		+	+		+		+		+	+	+							С	П	П	Ц
C. connivens (Dicks.) Lindb.	+		+				+											ОР		АБ	Ц
C. leucantha Spruce		+																ОР		ГА	Ц
C. loitlesbergeri Schiffn.	+																	ОР		Б	Ц
C. lunulifolia (Dum.) Dum.	+		+															ОР		Б	Ц
C. pleniceps (Aust.) Lindb.		+	+	+	+	+	+	+		+	+							О	П,С	П	Ц
Odontoschisma elongatum (Lindb.) Evans			+											+	+	+	+	С		ГА	Ц
O. macounii (Aust.) Und.	+	+	+	+	+		+			+		+	+	+				О		АА	Ц
Cephaloziellaceae																					
Cephaloziella arctica Bryhn et Douin	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+		+	+	+	ОЧ	В,П,С	АА	Ц
C. arctogena (Schust.) Konst.					+					+	+							Р	П	АА	Ц–
C. divaricata (Sm.) Schiffn.								+						+				ОР		П	Ц
C. elegans (Heeg) Schiffn.			+																	Б	Ц–
C. grimsulana (Jack ex Gott. et Rabenh.) Lacout s. str.							+											ОР		АА	Ц
C. hampeana (Nees) Schiffn.														+				ОР		Б	Ц
C. rubella (Nees) Warnst.			+	+	+													ОР		Б	Ц

C. subdentata Warnst.	+	+			+				+	+	+		+					Р	В,П	ГА	Ц
C. uncinata Schust.					+						+							С	П,С	А	Ц
Ptilidiaceae																					
Ptilidium ciliare (L.) Hampe	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ОЧ		ГА	Ц
Jubulaceae																					
Frullania nisquallensis Sull.		+	+				+			+					+	+	+	О		А	АмАз
Radulaceae																					
Radula prolifera H. Arnell	+						+	+		+	+		+	+		+	+	О		А	АмАз
Cleveaceae																					
Athalamia hyalina (Sommerf.) Hatt.		+			+				+	+	+				+			С	Ар,С	АА	Ц–
Sauteria alpina (Nees) Nees			+		+					+	+				+			С	П,С	АА	Ц
Peltolepis quadrata (Saut.) K. Muell.			+												+			ОР	С	АА	Ц
Aytoniaceae																					
Asterella gracilis (F. Web.) Und.					+					+								ОР		АА	Ц
Marchantiaceae																					
Preissia quadrata (Scop.) Nees	+	+			+					+	+				+			С	П,С	П	Ц
Marchantia alpestris (Nees) Burgeff								+										ОР	В,П,С	П	Ц
M. aquatica (Nees) Burgeff	+																	ОР	П	Б	Ц
M. polymorpha L.	+	+	+		+			+	+	+	+		+		+			Р		АА	Ц
Ricciaceae																					
Riccia sorocarpa Bisch.		+			+													ОР	С	П	Ц
Всего видов в КФ	46	56	56	35	71	28	41	17	37	64	48	14	19	18	41	17	33				
Всего видов в подзоне	71		112						88								33				

ТАБЛИЦА 3

Богатство флоры печеночников Таймыра

Таксон	Флора в целом	Тундры			Полярные пустыни
		южные	типичные	арктические	
Порядок	2	2	2	2	2
Семейство	23	19	22	18	13
Род	44	30	39	33	19
Вид	127	71	112	88	33

Примечание. Данные по подзонам тундр суммарные по 2, 6 и 8 пунктам соответственно.

Фаддея. Это заведомо низкие цифры, не отражающие реальное богатство печеночников. Данные по этим районам не используются при сравнительном анализе флоры, но приведены в списке, чтобы дать по возможности бóльшую информацию об ареале видов. Но даже и для наиболее богатых конкретных флор приводимые данные нельзя считать исчерпывающими. Ряд редких таксонов могли быть не выявлены, особенно в тех случаях, когда сборы проводили не специально. Некоторые определения остались под сомнением. Хотя предлагаемый список не стоит считать окончательным, он и в его настоящем объеме представляет таксономический и флористический интерес, особенно если принять во внимание, что в обозримом будущем он вряд ли будет пополнен.

Богатство флоры

Общее богатство региональной таймырской флоры печеночников в пределах зон тундр и полярных пустынь (табл. 3) наиболее близко к этому показателю для Арктической Аляски и Западной Гренландии (Константинова, 1989). Число видов во флорах Мурманской обл. и Чукотского п-ова выше, поскольку там учтены данные и по лесным территориям.

В подзоне южных тундр наибольшая величина богатства конкретных флор 55 видов (46 и 55 в 2 пунктах), в типичных тундрах — 71 вид (при разбросе от 14 до 71 в 6 пунктах) и в арктических — 64 (16—64 в 8 пунктах). Суммарные величины богатства видов в подзоне в этом ряду соответственно 71, 112 и 88 видов. Более высокие показатели для центральной подзоны — скорее, отражение большего числа детально исследованных районов, нежели действительных различий. То же можно сказать и о богатстве надвидовых таксонов. Общее число семейств в южных тундрах 19 (14 и 17), в типичных — 22 (8—18), в арктических — 18 (14—17), соответственно родов — 30 (23 и 26), 39 (15—30) и 33 (24—28). Все показатели заметно (почти в 2 раза) снижаются лишь в зоне полярных пустынь: число семейств — до 13, родов — до 19, видов — до 33. На о-ве Большевик (ближайшей к мысу Челюскин огромной территории полярных пустынь) отмечены 43 вида (Потемкин, 1999), на о-ве Элсмир — 44, на Земле Франца-Иосифа — 36 (Константинова, 1978). Хотя в отношении печеночников наиболее трудно быть уверенным в полном их выявлении, такая закономерность их распределения представляется логичной при сравнении данных по Таймыру с данными по другим арктическим территориям (Константинова, 1978, 1989; Потемкин, 1990). По нашим данным, в 2 исследованных горных флорах Таймыра число печеночников несколько ниже, чем в равнинных. Но насколько это достоверно, сказать трудно, поскольку сложности в полном выявлении этой группы очевидны.

ТАБЛИЦА 4

Положение ведущих семейств во флоре печеночников Таймыра

Семейство	Число видов, шт. (%)	Место во флоре
Jungermanniaceae	51 (40.1)	I
Scapaniaceae	21 (16.5)	II
Cephaloziaceae	11 (8.7)	III
Cephaloziellaceae	9 (7.1)	IV
Gymnomitriaceae	5 (3.9)	V

Таксономический анализ флоры

Из 23 семейств 10 имеют по 1 виду, 5 — по 2, 2 — по 3 и 6 — по 4 и более видов. 5 ведущих семейств (табл. 4) включают 97 видов, или 76.4 % флоры. Это те же семейства, которые имеют наибольшее число видов и в большинстве известных в настоящее время арктических флор (Константинова, 1978, 1989). Более половины (56 %) видов относятся к 2 семействам: *Jungermanniaceae* s. l. — 51 вид (40 %) и *Scapaniaceae* — 21 (16 %).

Соотношение семейств не меняется на широтном профиле. 2 главных семейства сохраняют свои позиции и в полярных пустынях (табл. 5). На фоне снижения числа видов доля одновидовых семейств остается на том же уровне (около 70 %). Из 44 родов 27 имеют по 1 виду, 8 — по 2, 1 — 3 и 8 — по 4 и более видов.

6 ведущих родов (табл. 6) включают в себя 72 вида, или 57 % флоры. 2 самых богатых рода — *Lophozia* и *Scapania* — включают 1/3 флоры. Оценивать положение остальных родов не имеет смысла, так как различия составляют 1—2 вида при общем низком числе. По этим показателям флора печеночников Таймыра также не отличается от других региональных арктических флор. Эти же 2 рода сохраняют свои позиции и в полярных пустынях, где подавляющее число родов имеет по 1 виду (табл. 7).

Анализ географических элементов

Подавляющее большинство (120 видов, или 94 %) печеночников имеют циркумполярное распространение (табл. 8). Но для 18 из них известны разрывы в ареале. Один вид *Lophozia* cf. *savicziae* пока встречен только на Евразийском континенте. Еще 4 вида есть на обоих материках по обе стороны Тихого океана, при этом 2 из них очень редки: *Herbetus sakurai* и *Scapania ligulifolia*, а 2 — обычные: *Frullania nisquallensis* и *Radula prolifera*. Еще 2 вида, довольно редкие на Таймыре: *Lophozia heteromorpha* и *Prasanthus suecicus*, — заходят в атлантический сектор Арктики в Гренландии.

По 3 крупным широтным группам виды распределены примерно одинаково: по 30 % гипоарктических и видов с широким распространением за пределами Арктики (полизональные, бореальные и арктобореальные в сумме) с небольшим перевесом (40 %) арктических и арктоальпийских (в сумме). В группе видов с широким распространением за пределами Арктики преобладают бореальные (26 видов). Голарктический ареал имеют 5 видов (*Cephalozia bicuspidata*, *C. pleniceps*, *Cephaloziella divaricata*, *Riccia sorocarpa*, *Preissia quadrata*). О 2 видах — *Marchantia polymorpha* и *Aneura pinguis* — можно говорить как о космополитах.

Уменьшение числа видов на широтном профиле происходит во всех широтных группах (рис. 2). Но при этом доля гипоарктических видов почти не меняется (28—33 %), арктических — возрастает от 33 до 55 %, а доля видов с широким распространением снижается с 39 до 12 %. Но даже в полярных пустынях представлены виды всех 3 фракций.

ТАБЛИЦА 5

Представленность семейств (число видов) печеночников в конкретных флорах на зональном градиенте Таймыра

Семейство	Тундры											Полярные пустыни	Флора в целом
	южные		типичные					арктические					
	АМ	К	Т	С	Р	Ож	ТК	КТ	Д	У	МП	Ч	
Pelliaceae	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Pallaviciniaceae	—	—	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	2
Blasiaceae	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Aneuraceae	1	1	1	—	1	—	—	—	1	1	—	1	1
Herbertaceae	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
Trichocoleaceae	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Antheliaceae	—	1	2	—	1	—	1	1	1	1	1	1	2
Jungermanniaceae	20	25	27	19	31	21	16	16	29	20	18	13	51
Gymnomitriaceae	1	1	—	1	2	1	2	4	3	2	2	2	5
Scapaniaceae	6	8	7	3	13	1	10	8	13	7	6	8	21
Geocalycaceae	1	2	1	1	2	—	—	1	1	1	1	—	3
Plagiochilaceae	1	1	1	1	1	1	1	—	1	1	1	1	1
Arnelliaceae	1	1	1	1	1	—	—	—	—	1	1	1	1
Calypogeiaceae	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Cephaloziaceae	5	5	6	2	4	1	4	2	4	3	2	1	11
Cephaloziellaceae	2	2	3	2	5	1	2	2	3	4	1	1	9
Ptilidiaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Jubulaceae	—	1	1	—	—	—	1	—	1	—	1	1	1
Radulaceae	1	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	1	1
Cleveaceae	—	1	2	—	2	—	—	1	2	2	3	—	3
Aytoniaceae	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	1
Marchantiaceae	3	2	1	—	2	—	—	1	2	2	2	—	4
Ricciaceae	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Всего видов	46	55	56	35	71	28	41	37	65	48	41	33	127
семейств	14	17	14	12	18	8	12	11	17	15	14	13	23
Число семейств в подзоне	19		22					18				13	

ТАБЛИЦА 6

Положение ведущих родов во флоре печеночников Таймыра

Род	Число видов, шт. (%)	Место во флоре
Lophozia	21 (16.5)	I
Scapania	20 (15.7)	II
Barbilophozia	9 (7.1)	III
Cephaloziella	9 (7.1)	IV
Cephalozia	7 (5.5)	V
Jungermannia	4 (4.7)	VI

ТАБЛИЦА 7

Представленность родов (число видов) печеночников в конкретных флорах на зональном градиенте Таймыра

Род	Тундры											Полярные пустыни	Флора в целом
	южные		типичные					арктические					
	АМ	К	Т	С	Р	Ож	ТК	КТ	Д	У	МП	Ч	
Pellia	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Moerckia	—	—	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	2
Blasia	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Aneura	1	1	1	—	1	—	—	—	1	1	—	1	1
Herbertus	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
Pseudolepicolea	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Blepharostoma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Anthelia	—	1	2	—	1	—	1	1	1	1	1	1	2
Tetralophozia	—	—	—	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Barbilophozia	4	5	5	5	6	3	3	3	7	3	2	2	9
Lophozia	9	13	12	10	15	6	7	7	11	9	6	4	21
Gymnocolea	1	—	—	—		1	1	—	—	—	1	—	1
Anastrophyllum	2	2	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	4
Tritomaria	2	3	4	2	2	2	3	3	3	3	1	3	4
Mesoptychia	—	1	1	1	1	1	—	—	1	1	1	1	1
Jungermannia	—	3	1	1	5	1	—	—	3	2	3	1	6
Nardia	—	—	1	1	1	—	—	1	1	1	1	—	2
Cryptocolea	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Mylia	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Prasanthus	—	—	—	—	1	—	—	1	1	—	—	—	1
Marsupella	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
Gymnomitrion	1	1	—	1	1	—	2	2	2	2	2	2	2
Scapania	6	8	7	3	13	1	10	8	11	7	6	8	20
Diplophyllum	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Lophocolea	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Chiloscyphus	1	2	1	1	1	—		1	1	1	1	—	2
Plagiochila	1	1	1	1	1	1	1	—	1	1	1	1	1
Arnellia	1	1	1	1	1	—		—	—	1	1	1	1
Calypogeia	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Pleurocladula	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
Cladopodiella	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Cephalozia	3	3	4	1	3	1	3	2	3	3	—	—	7
Odontoschisma	1	1	2	1	1	1	1	—	1	—	—	1	2
Cephaloziella	2	2	3	2	5	1	2	2	3	4	1	1	9
Ptilidium	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Frullania	—	1	1	—	—	—	1	—	1	—	1	1	1
Radula	1	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	1	1
Athalamia	—	1	—	—	1	—	—	1	1	1	1	—	1
Sauteria	—	—	1	—	1	—	—	—	1	1	1	—	1
Peltolepis	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
Asterella	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	1
Preissia	1	1	—	—	1	—	—	—	1	1	—	—	1
Marchantia	2	1	1	—	1	—	—	1	1	1	1	—	3
Riccia	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Всего видов	46	55	56	35	71	28	41	37	65	48	41	33	127
родов	23	26	24	19	30	15	18	18	28	25	24	19	44
Число родов в подзоне	30		39					33				19	

ТАБЛИЦА 8

Распределение видов печеночников Таймыра по географическим элементам

Долготный элемент	Широтный элемент						
	Полизональный	Бореальный	Арктобореальный	Гипоарктический	Арктоальпийский	Арктический	Всего
Циркумполярный	7	27	5	37	35	12	120
Евразийский	—	—	—	—	—	1	1
Американо-азиатский	—	—	—	—	1	3	4
Гренландско-евразийский	—	—	—	—	1	1	2
Всего	7	27	5	37	37	17	127

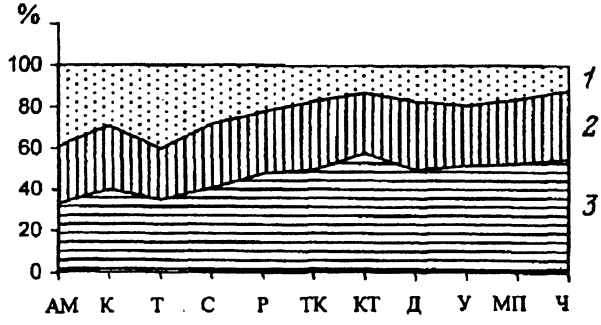


Рис. 2. Распределение видов печеночников по широтным географическим элементам.

По оси абсцисс — местоположение; по оси ординат — доля от общего списка конкретной флоры, %. *1* — бореальные, арктобореальные и полизональные; *2* — гипоарктические; *3* — арктические и арктоальпийские виды.

Репродуктивное состояние

Большинство образцов в коллекции представлено стерильными образцами. Для 43 видов отмечены выводковые почки, для 22 — спороношение; 47 видов имели периантии. Из них только с выводковыми почками был 21 вид, только с периантиями — 18, а 20 видов имели и выводковые почки, и периантии.

Встречаемость и обилие печеночников и их роль в растительном покрове

Оценить реальную встречаемость всех печеночников в растительном покрове не представляется возможным из-за их малых размеров. Относительное представление об этом может дать соотношение образцов в коллекции. По результатам проведенного анализа числа образцов наибольшее число видов имеет очень низкую встречаемость. Из 127 видов 22 были встречены по 1 разу и 19 — по 2, что составляет 1/3 флоры. Естественно, что судить об их роли в покрове вообще не имеет смысла. При установке шага в 50 образцов получаем картину нормального распределения с максимумом для редких видов (рис. 3).

С относительно низкой встречаемостью (50—100 образцов) отмечены 9 видов: *Barbilophozia binsteadii* (52), *Chiloscyphus fragilis* (56), *Tetralophozia setiformis* (60),

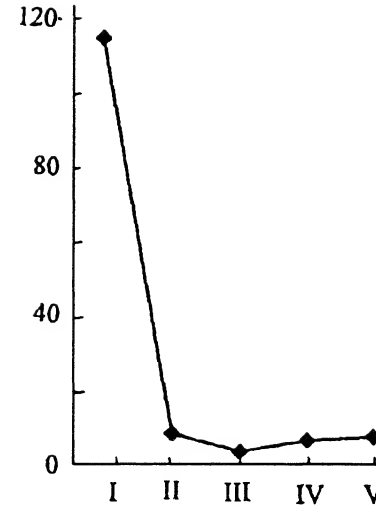


Рис. 3. Распределение видов печеночников по классам встречаемости (по числу образцов в коллекции).

По оси абсцисс — классы встречаемости, по оси ординат — число видов.

Odontoschisma macounii (62), *Scapania gymnostomophila* (64), *Lophozia opacifolia* (74), *Arnellia fennica* (86), *Barbilophozia barbata* (96) и *Lophozia* (*Leiocolea*) *gillmanii* (98).

Еще для 5 видов установлена более высокая встречаемость от 100 до 200 образцов. Это *Barbilophozia quadriloba* (108), *Jungermannia polaris* (119), *Plagiochilla porelloides* (122), *Lophozia sudetica* (141) и *Gymnomitrion corallioides* (155).

И только 7 видов имеют очень высокую встречаемость, что выразилось в том, что при просмотре коллекции число образцов каждого из них было более 200. Самым частым был *Tritomaria quinquedentata* (563), затем по нисходящей *Ptilidium ciliare* (483), *Blepharostoma trichophyllum* (469), *Anastrophyllum minutum* (442), *Cephaloziella arctica* (375), *Barbilophozia kunzeana* (281) и *Anthelia juratzkana* (230). Из них 4 вида относятся к многовидовым семействам (*Jungermanniaceae* — 3 вида и *Cephaloziaceae* — 1), и 3 — к семействам, представленным на Таймыре 2 (*Antheliaceae* и *Trichocoleaceae*) или 1 (*Ptilidiaceae*) видом.

Очень большое число видов с низкой встречаемостью может быть и артефактом, связанным с тем, что печеночники выявляют с наименьшей (по сравнению с другими группами растений) полнотой, если сборы проводит не специалист гепатиколог. Также может не соответствовать действительности и то, что распространение почти половины видов ограничено подзонами южных и типичных тундр, а многие виды, доходящие до арктических тундр и даже до полярных пустынь, отсутствуют в некоторых пунктах южнее. Лишь о немногих бореальных видах можно более или менее уверенно говорить, что они лишь заходят в тундровую зону вблизи ее южной границы; это *Chiloscyphus pallescens*, *Cladopodiella fluitans*, *Calypogeia neesiana*, *C. muelleriana* и *Cephalozia loitlesbergeri*.

Ptilidium ciliare, вероятно, самый чистый и наиболее обильный вид в разнообразных сообществах в тундровой зоне. Он входит в состав содоминантов важнейших ассоциаций Таймыра: Carici arctisibiricae—Hylocomietum alaskani и Salici polaris—Hylocomietum alaskani (Matveyeva, 1994; Матвеева, 1998). Этот вид также обилен на торфяных буграх в плоскобугристых болотах. В подзоне арктических тундр его обилие несколько снижается, а в полярных пустынях он становится редким.

Обычен в зональных сообществах *Anastrophyllum minutum* (в основном var. *minutum*), который вместе с листостебельным мхом *Dicranum elongatum* образует плотные скопления или подушки.

В дернине листостебельных мхов хотя и не очень обильны, но постоянны в разных сообществах *Barbilophozia barbata*, *B. kunzeana*, *Blepharostoma trichophyllum* и *Tritomaria quinquedentata*. Последний вид доминирует на буграх в плоскобугристых болотах. Не бросается в глаза, а потому обычно пропускается при геоботанических описаниях *Cephaloziella arctica*, буквально принизывающий дернины листостебельных мхов. На пятнах грунта в зональных сообществах тундровой зоны всегда можно найти спороносящие растения *Preissia quadrata*, а в южной части изредка — *Peltolepis quadrata* и *Riccia sorocarpa*.

В мочажинах болот постоянно встречаются *Chiloscyphus fragilis* и *Aneura pinguis*. На снежниках в долинах ручьев сырой вязкий грунт часто сплошь зарастает

Gymnomitrior corallioides, а в примеси к нему постоянно встречается *Anthelia juratzkana*. В горных районах среди камней, особенно у подножий крупных скал в условиях длительного лежания снега, чистые скопления образуют *Tetralophozia setiformis*, *Barbilophozia kunzeana*, *Scapania degenii*, *S. kaurinii* и *S. spitsbergensis*.

В поселках, особенно на старых кострищах, обычен *Marchantia polymorpha*.

Мы воздерживаемся более точно определить роль остальных видов. Для этого необходимо, чтобы сборы во всех случаях проводились специально.

При обычных геоботанических описаниях печеночники, как правило, выявляются очень неполно. При довольно подробных описаниях находят примерно 8—10 видов, причем, за исключением названных выше, они идентифицируются в основном в образцах, а не в поле. Но при работе на стационарных участках, где видовой состав выявляли с особой тщательностью, на площади 10 × 10 м отмечали от 15 до 29 видов в одном сообществе (Жукова, 1973, 1986). При проведении специальной работы в бассейне р. Рагозинки на площадке 5 × 5 м в зональной ассоциации Carici arctisibiricae—Hylocomietum alaskani было найдено 25 видов, что составило более 1/3 видов конкретной флоры (71 вид). Это очевидное свидетельство, что в геоботанических таблицах как встречаемость (в сообществах), так и константность (в ассоциациях) печеночников занижены.

Но, конечно, роль печеночников в растительных сообществах не идет ни в какое сравнение с таковой листостебельных мхов. Последние в тундровой зоне повсеместно образуют почти сплошной и мощный покров до 5—8 см толщ. и являются эдификаторной группой, создающей условия существования для всех остальных организмов, в том числе и печеночников.

Выводы и заключение

1. Таксономическая структура флоры печеночников Таймыра вполне типична для Арктики: основу флоры составляют 2 семейства — *Jungermanniaceae* s. l. (включая *Lophoziaceae*) и *Scapaniaceae*. Соотношение ведущих семейств очень постоянно. Ведущие роды также одни и те же: *Lophozia*, *Scapania*, *Barbilophozia*, *Cephalozia* и *Cephaloziella*.

2. В пределах тундровой зоны флора печеночников — очень устойчивая композиция по числу как видов, так и надвидовых таксонов. Только зональная граница между тундрами и полярными пустынями оказывается заметным рубежом в распространении печеночников в краевой части термического градиента. В полярных пустынях их таксономическое богатство снижается почти в 2 раза. При этом таксономическая структура флоры сохраняется.

3. Разнообразие печеночников в 2.5—3 раза ниже, чем высших сосудистых, листостебельных мхов и лишайников. Это справедливо как для всей флоры Таймыра, так и для конкретных флор, а также для растительных ассоциаций и отдельных сообществ.

4. Печеночники представляют собой очень однородную группу по долготному ареалу: 94 % видов имеют циркумполярный ареал. По широтному распространению эта группа достаточно разнородна (на каждую из 3 крупных фракций приходится примерно по 1/3 флоры), что сохраняется даже в полярных пустынях. Может быть, это повод для пересмотра принципов классификации ареалов.

5. Для большинства видов характерна очень низкая встречаемость. Но нельзя исключить, что такая оценка не соответствует действительности из-за того, что печеночники не выявляются со всей полнотой. Небольшая группа видов — постоянный, а иногда и заметный компонент растительных сообществ. Несколько видов входят даже в состав доминантов и содоминантов (*Anastrophyllum minutum*, *Gymnomitrion corallioides*, *Ptilidium ciliare*, *Tritomaria quinquedentata*).

6. Встречаемость и обилие печеночников не остаются постоянными на широтном градиенте. Общая тенденция — снижение их в северном направлении. Это особенно

заметно на самом массовом виде *Ptilidium ciliare* и ряде других (*Anastrophyllum minutum*, *Barbilophozia kunzeana*, *Tritomaria quinquedentata*). Но у некоторых видов (*Anthelia juratzkana*, *Gymnomitrion corallioides*) отмечена и противоположная картина: их обилие в ландшафте на севере тундровой зоны и особенно в зоне полярных пустынь возрастает.

В заключение можно сказать, что, как и по другим группам растений, по богатству флоры печеночников и всем остальным ее характеристикам п-ов Таймыр занимает среднее положение среди других арктических территорий.

Неоценимую помощь при таксономическом анализе, а также при подготовке рукописи к печати оказал А. Д. Потемкин (БИН РАН), которому авторы выражают свою глубокую признательность.

Полевые исследования и систематическая обработка флоры печеночников выполнены по планам НИР БИН в период с 1965 по 1994 г. Анализ материалов и подготовка статьи стали возможными благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-51080, 96-15-97924, 97-04-48952, 00-04-49439) и Программы ГНТП России «Комплексные исследования океанов и морей, Арктики и Антарктики».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благодатских Л. С., Дуда Й. К флоре печеночных мхов Таймыра // Новости сист. низш. раст. Л., 1982. Т. 19. С. 199—200.

Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а. С. 133—139.

Благодатских Л. С., Жукова А. Л., Матвеева Н. В. Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин // Там же. 1979б. С. 54—60.

Васильевская В. Д. Почвообразование в тундрах Средней Сибири. М., 1980. 235 с.

Жукова А. Л. Видовой состав и распределение печеночных мхов в растительных сообществах района Таймырского стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 120—127.

Жукова А. Л. Печеночные мхи (*Hepaticae*) из бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Новости сист. низш. раст. Л., 1974. Т. 11. С. 333—338.

Жукова А. Л. Флора печеночных мхов // Ары-Мас: Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978. С. 97—101.

Жукова А. Л. К флоре печеночных мхов Арктики, полуостров Челюскин // Новости сист. низш. раст. Л., 1979. Т. 16. С. 196—201.

Жукова А. Л. Печеночные мхи среди лишайников плато Тулай-Киряка (северо-восточный Таймыр) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 684—694.

Жукова А. Л. Печеночные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр) // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 68—79.

Жукова А. Л., Матвеева Н. В. К флоре печеночных мхов из бассейна среднего течения р. Сырадасай // Новости сист. низш. раст. Л., 1986. Т. 23. С. 234—241.

Зенкова Е. А. К флоре печеночных мхов Таймыра // Бот. матер. отд. спор. раст. БИН АН СССР. 1953. Вып. 9. С. 162—168.

Зенкова Е. А. Печеночные мхи из раскопок Таймырского мамонта // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 6. С. 915—917.

Константинова Н. А. Флора печеночников Хибин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 22 с.

Константинова Н. А. Особенности таксономической структуры и сравнительная характеристика некоторых флор печеночников Севера // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 126—142.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1-2). С. 87—127.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д. Печеночники Российской Арктики: список видов и библиография // Arctoa. 1996. Vol. 6. С. 125—150.

Матвеева Н. В. Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1588—1603.

Матвеева Н. В. Растительность окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. Л., 1978. С. 72—113.

Матвеева Н. В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979а. С. 5—27.

Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Там же. 1979б. С. 78—109.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с. (Тр. БИН; Вып. 21).

Матвеева Н. В., *Заноха Л. Л.* Растительность южных тундр на западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 5—67.

Матвеева Н. В., *Полозова Т. Г.*, *Благодатских Л. С.*, *Дорогостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л., 1973. Вып. 2. С. 7—49.

Потемкин А. Д. Печеночники полуострова Ямал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 24 с.

Потемкин А. Д. К флоре печеночников архипелага Северная Земля // Новости сист. низш. раст. СПб., 1999. Т. 33. С. 185—190.

Полозова Т. Г. Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах Западного Таймыра) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 3. С. 431—442.

Чернов Ю. И., *Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Чернов Ю. И., *Матвеева Н. В.* Южные тундры в системе зонального деления // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 194—204.

Arnell H. W. Die Moose der Vega-Expedition // Ark. Bot. 1918. Bd 15. N 5. S. 1—111.

Lindberg S. O., *Arnell H. W.* Musci Asiae borealis. I. Lebermoose // Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 1889. Vol. 23. N. 5. P. 1—69.

Matveyeva N. V. Floristic classification and ecology of tundra vegetation of the Taymyr Peninsula, northern Siberia // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. N. 6. C. 813—838.

Potemkin A. D. The *Hepaticae* of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. N 2. P. 57—101.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 II 1999

SUMMARY

The list of liverworts growing in tundra and polar desert zones of Taymyr Peninsula includes 127 species which belong to 44 genera and 23 families. Taxonomical diversity is rather stable within the tundra zone: the number of families is 19, 22 and 18 and that of genera is 30, 39 and 33 in southern, typical and arctic tundra subzones respectively. The maximal species richness of local floras in this range is 55, 71 and 64. All these values become almost two times less in polar desert zone: 13 families, 19 genera and 33 species. More than a half of species belong to 2 families: *Jungermanniaceae* s.l. (51 species) and *Scapaniaceae* (21). The majority of species (120 species or 94 %) have circumpolar (or almost circumpolar) distribution. The number of species of all latitudinal elements decreases along the zonal gradient, but the proportion of hypoarctic species does not change while that of arctic ones increases from 33 up to 55 % and that of boreal species decreases from 39 down to 12 %. About one third of species were found in 1—2 specimen within a collection. Only few species play relatively important role in vegetation cover (*Anastrophyllum minimum*, *Gymnomitrion corallioides*, *Ptilidium ciliare*, *Tritomaria quinquedentata*).

УДК 581.3

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 11.

© О. И. Юдакова, Л. П. Лобанова

ИЗМЕНЕНИЯ ЭНДОТЕЛИЯ У *LYCOPERSICON ESCULENTUM* ПРИ ОПЫЛЕНИИ ЧУЖЕРОДНОЙ ПЫЛЬЦОЙ

O. I. YUADAKOVA, L. P. LOBANOVA. CHANGES IN *LYCOPERSICON ESCULENTUM* ENDOTHELIUM AFTER POLLINATION WITH FOREIGN POLLEN

Исследовано состояние эндотелия у *Lycopersicon esculentum* (сорт Ранний-83) при опылении чужеродной, облученной и колхицинированной пыльцой, а также при воздействии на завязь физиологически активными веществами. Выявлена однотипность реакции эндотелия на различные факторы. Установлено, что изменения происходят исключительно на ранних стадиях постгамного развития под влиянием изменения гормонального баланса в семяпочке и являются результатом диспропорции роста эндотелия и эндосперма. Указаны причины, ограничивающие возможность образования адвентивных зародышей из клеток гипертрофированного эндотелия и невозможность их нормального развития in vivo.

Ключевые слова: эндотелий, эндосперм, зародыш.

Одной из серьезных проблем, с которой сталкиваются исследователи, использующие в селекционно-генетической работе физиологически активные вещества (ФАВ), ионизирующую радиацию, чужеродное опыление, является возникновение эмбриологических аномалий, снижающих семенную продуктивность и уменьшающих число ценных мутантных форм в потомстве. Патологические изменения могут затрагивать развитие как зародыша и эндосперма, так и тканей, окружающих зародышевый мешок, в частности эндотелий семяпочки.

Впервые разрастание эндотелия было описано при межвидовых скрещиваниях (Satina, Blakeslee, 1935; Cooper, Brink, 1940; Банникова, 1975; Андронова и др., 1986; Косова, Кику, 1986), а позднее зарегистрировано при воздействии на завязь ФАВ (Overbeek et al., 1941; Chopra, Sachar, 1957; Рыбченко, 1959), опылении облученной пыльцой (Илиева, Мелхова, 1979; Abadjieva, 1992; Юдакова, Еналеева, 1994) и ранней дегенерации зародышевых мешков у партенокарпических форм (Rick, 1946; Williams, 1955; Рыбченко, 1959). Факт однотипности реакции эндотелия на различные факторы может способствовать установлению причин и механизмов, нарушающих нормальный ход онтогенеза.

Проблема пролиферации эндотелия привлекает внимание ученых уже более 60 лет. Однако использование классических методов цитоэмбриологического анализа в силу объективных причин позволяло в основном лишь регистрировать отдельные случаи пролиферации. Применение экспресс-методов дало возможность значительно увеличить объем исследуемого материала, ввести элементы статистической обработки и тем самым перейти на более информативный популяционный уровень анализа, что помогло выявить существенные особенности пролиферации эндотелия, ранее ускользавшие от исследователей из-за низкой частоты данного явления.

Материал и методика

Состояние эндотелия в семяпочках *Lycopersicon esculentum* Mill. (сорт Ранний-83) исследовали в 6 вариантах эксперимента: 1) кастрация неопыленных цветков; 2) опыление чужеродной пыльцой (*Solanum melongena* L., *S. tuberosum* L. и *Capsicum annuum* L.); 3) опыление пыльцой тетраплоидного растения, обработанной колхицином (0.5 %); 4) опыление облученной пыльцой (дозы 20, 50, 70 и 100 Гр); 5) опыление облученной пыльцой (те же дозы) с последующей обработкой цветков раствором гиббереллина (75 мг/л) и борной кислоты (15 мг/л); 6) обработка кастрированных неопыленных цветков раствором гиббереллина и борной кислоты.

В качестве контроля использовали цветки, опыленные интактной пыльцой.

Цветки, кастрированные в фазе желто-зеленого бутона, изолировали ватным тампоном и опыляли на 4-е сутки после кастрации. Перед опылением пыльцу из

свежесобранных пыльников препаровальными иглами переносили в маленькие чашки Петри, облучали на рентгеновской установке «Реис-1» (мощность 2 Гр/мин) или замачивали в растворе колхицина. Пыльцу наносили иглой на пестик ранее кастрированного цветка. Завязи фиксировали через 1, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30 и 40 суток после опыления, а в вариантах без опыления на 5, 7, 9, 14, 19, 24, 29, 34 и 44-е сутки после кастрации. Темпоральная фиксация позволила нам не только зарегистрировать отдельные случаи гипертрофии эндотелия, но и проследить динамику процесса.

Для изучения постгамных процессов применяли 2 модификации методики просветления семяпочек (Herr, 1971). Первая заключалась в предобработке материала смесью глицерина и ацетокармина (5 : 1), вторая — в предварительном окрашивании семяпочек ацетокармином, мацерации нагреванием в 45 %-ном растворе уксусной кислоты и удалении внешних интегументальных слоев. Последнюю модификацию использовали для исследования завязей, зафиксированных на 10—40-е сутки после опыления. В каждый срок анализировали в среднем 150—200 семяпочек из 5—10 завязей.

Эндотелий, выделенный из семяпочек на 10—15-е сутки после опыления, культивировали в течение 3 месяцев на искусственных питательных средах. Всего было использовано 15 вариантов модифицированной среды MS (Murashige, Skoog, 1962), содержащих различные концентрации фитогормонов.

Результаты и обсуждение

При опылении цветков томата интактной пыльцой в проанализированных 2923 семяпочках не зарегистрировано ни одной аномалии в ходе постгамных процессов, в том числе и в развитии эндотелия (рис. 1). Как правило, в завязи около 0.5 % семяпочек оставались неоплодотворенными и постепенно дегенерировали. Дегенерация начиналась в яйцевом аппарате, а заканчивалась в интегументах.

В кастрированных неопыленных цветках первые признаки дегенерации зародышевого мешка наблюдали на 7-е сутки после кастрации, на 14-е сутки семяпочки полностью отмирали. Разрастания эндотелия не отмечено.

При использовании колхицина, гормонов, чужеродной и облученной пыльцы количество семяпочек с измененным эндотелием варьировало от 30 до 86 % (см. таблицу). Сравнительный анализ показал, что некоторые существенные особенности пролиферации зависят от того, применялись или нет в данном эксперименте физиологически активные вещества. В вариантах без гормональной обработки меристематическую активность клетки эндотелия приобретали только в семяпочках, в которые проникала пыльцевая трубка, но центральная клетка дегенерировала из-за отсутствия оплодотворения или наблюдался заметный рост и/или дегенерация эндосперма на ранних этапах постсингамного развития.

Если пыльцевая трубка проникала в зародышевый мешок, но по ряду причин (из-за радиационного повреждения спермия, несовместимости геномов и т. д.) оплодотворения не происходило, зародышевый мешок постепенно дегенерировал. На 3-и сутки после опыления на халазальном конце таких зародышевых мешков клетки эндотелия заметно увеличивались в размерах и начинали делиться (рис. 2, *1*). На 5-е сутки в центре семяпочки на месте дегенерировавшего к тому времени зародышевого мешка или центральной клетки формировалась компактная группа клеток с густо окрашенной цитоплазмой (см. таблицу-вклейку, *3*). Деления эндотелиальных клеток, как правило, прекращались на 15-е сутки, после чего эндотелий дегенерировал. В зрелых плодáх такие семяпочки выглядели как мелкие щуплые семена с мертвым содержимым. При межвидовой гибридизации аналогичную динамику развития эндотелия наблюдали и в семяпочках, в которых развивался зародыш, а неоплодотворенная центральная клетка дегенерировала.

В семяпочках, где аномальное развитие эндосперма приводило к заметному замедлению его роста, а в дальнейшем к дегенерации (рис. 2, *2*, *3*; см. таблицу-вклей-

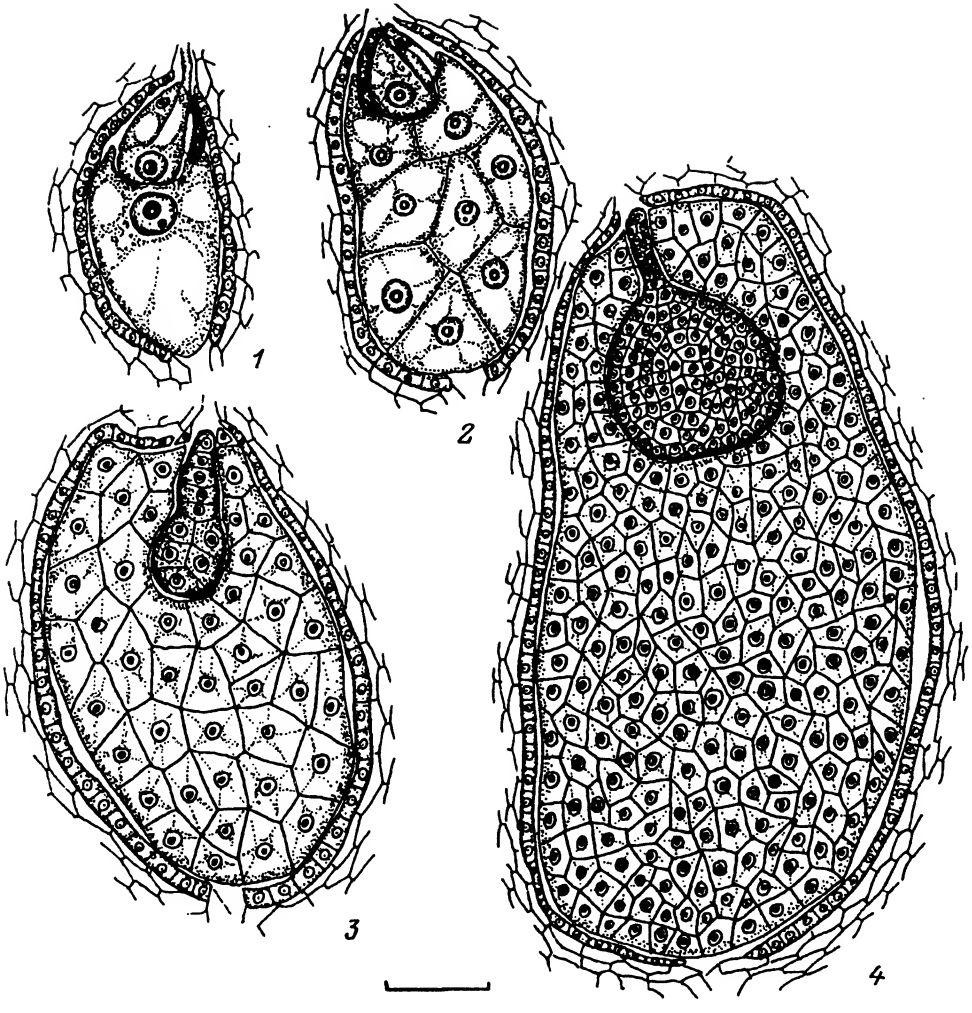


Рис. 1. Развитие зародыша и эндосперма у *Lycopersicon esculentum* при опылении интактной пыльцой (контроль).

1 — сутки после опыления, *2* — 3 суток; *3* — 5 суток, *4* — 10 суток. Масштабная линейка — 0.05 мм.

ку, *1*, *2*), начало пролиферации эндотелия наблюдали на 5-е сутки после опыления. В таких случаях разрастающийся интегументальный тапетум полностью замещал дегенерирующий эндосперм на 10-е сутки. При этом семяпочки могли быть как с зародышем (рис. 2, *4*), так и без него (рис. 2, *5*). В отсутствие эндосперма зародыш развивался до глобулярной стадии (см. таблицу-вклейку, *4*) и на 15-е сутки погибал (см. таблицу-вклейку, *6*). При опылении цветков томата пыльцой перца, баклажана и картофеля в отдельных случаях наблюдали дегенерировавший пролиферированный эндотелий и живой, но недифференцированный зародыш на 40-е сутки после опыления.

Не отмечено ни одного случая изменения эндотелия в семяпочках, в которые пыльцевая трубка не проникала. Они постепенно дегенерировали, начиная с элементов зародышевого мешка и заканчивая соматическими тканями. Не наблюдали также разрастания тапетума, если аномальный эндосперм в первые 15 суток после опыления оставался жизнеспособным и сохранял способность к росту, а погибал в более поздние сроки (20—30-е сутки). Подобное неоднократно отмечали при образовании

Количество семяпочек с измененным эндотелием у *Lycopersicon esculentum* на 10-е сутки после опыления*

Вариант эксперимента	Всего исследовано семяпочек	Кол-во семяпочек с измененным эндотелием, %
Опыление интактной пыльцой (контроль)	254	0.0
Кастрация без опыления	198	0.0
Чужеродное опыление пыльцой:		
Solanum melongena	93	88.2
Capsicum annuum	221	43.4
Solanum tuberosum	145	77.2
Опыление пыльцой тетраплоидов, обработанной колхицином (0.5 %)	300	33.3
Опыление облученной пыльцой:		
20 Гр	150	43.3
50 Гр	174	40.2
70 Гр	328	62.5
100 Гр	119	78.9
Опыление облученной пыльцой + обработка гиббереллином:		
20 Гр	167	40.7
50 Гр	138	47.1
70 Гр	210	71.9
100 Гр	68	80.8
Обработка гиббереллином кастрированных цветков	400	60.2

Примечание. * — 10-е сутки после опыления выбраны в качестве примера вследствие того, что в данный срок фиксации было зарегистрировано максимальное количество семяпочек с измененным эндотелием во всех вариантах эксперимента.

ценоцитных структур в эндосперме в результате опыления облученной пыльцой (см. таблицу-вклейку, *7*, *8*). При этом эндотелий, так же как при нормальном эндоспермогенезе, оставался однослойным.

Таким образом, необходимыми условиями пролиферации эндотелия в вариантах без применения ФАВ являлись проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок и дегенерация центральной клетки или эндосперма в первые 5—10 суток после опыления.

В вариантах с использованием гормонов проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок не было обязательным фактором пролиферации эндотелия. При обработке кастрированных цветков ФАВ в 60 % семяпочек наряду с постепенной дегенерацией зародышевого мешка на 7-е сутки после кастрации наблюдали пролиферацию эндотелия на халазальном конце семяпочки, а на 14-е сутки — полное замещение клетками эндотелия полости зародышевого мешка.

При опылении облученной пыльцой с последующей обработкой цветков гиббереллином отмечено увеличение частоты пролиферации эндотелия в среднем на 6 % по сравнению с аналогичными вариантами без применения гормонов. Скорее всего, данный процент отражает пролиферацию интегументального тапетума, индуцированную ФАВ в неопыленных семяпочках.

Таким образом, при использовании ФАВ необходимым условием пролиферации интегументального тапетума осталась лишь гибель зародышевого мешка или эндосперма в первые сутки после опыления.

Некоторое время после открытия явления пролиферации эндотелия господствовало представление о том, что, разрастаясь, эндотелий препятствует току питательных веществ в зародышевый мешок, вызывает аномальные митозы в эндосперме, а затем

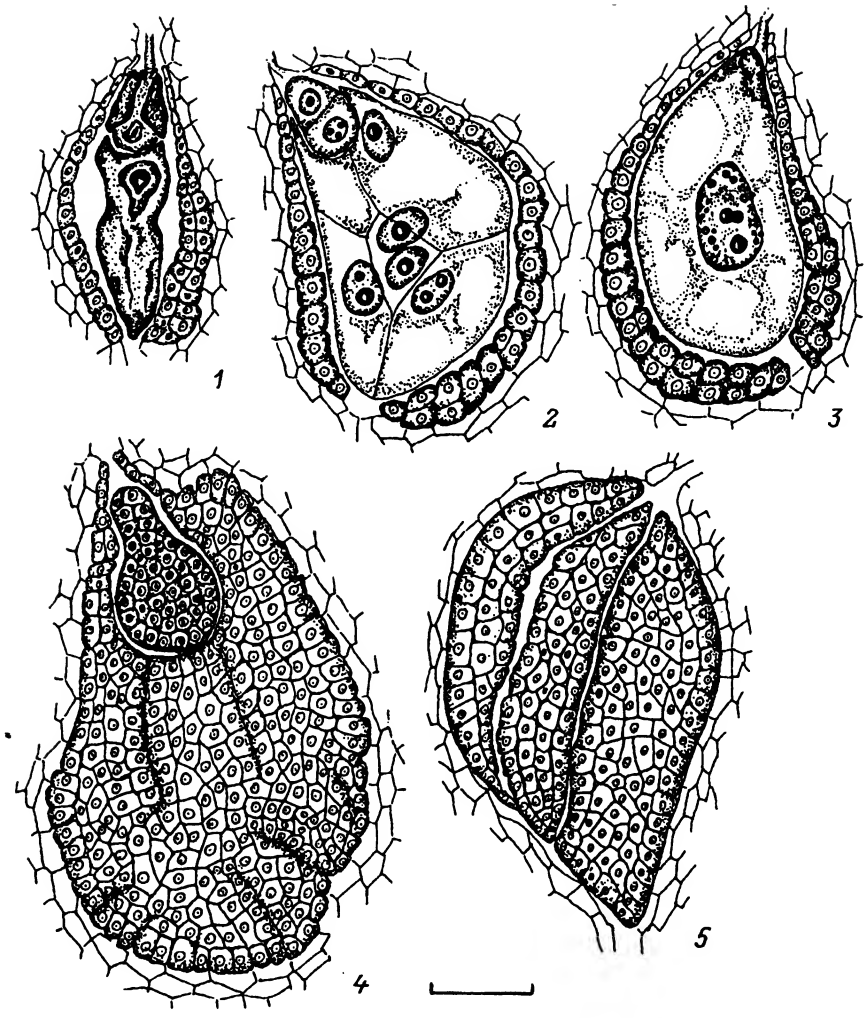


Рис. 2. Пролиферация эндотелия у *Lycopersicon esculentum*.

1 — пролиферация эндотелия в халазальной части зародышевого мешка, дегенерировавшего после проникновения пыльцевой трубки (3-и сутки после опыления); *2, 3* — начало пролиферации при аномальном развитии эндосперма (5-е сутки); *4* — глобулярный зародыш и пролиферированный эндотелий (10-е сутки); *5* — эндотелий, полностью заполнивший полость зародышевого мешка (10-е сутки). Масштабная линейка — 0.05 мм.

и гибель семян (Cooper, Brink, 1940). Позднее гипотеза соматопластической стерильности была полностью опровергнута. Большинство экспериментальных данных доказывало, что пролиферация интегументального тапетума является не причиной, а следствием гибели элементов зародышевого мешка (Rick, 1946; Рыбченко, 1959; Худяк, Банникова, 1968). В настоящее время пролиферацию принято в основном рассматривать как результат аномального функционирования эндотелия вследствие нарушения развития зародыша и эндосперма, что может иметь место на любых этапах формирования семени (Косова, Кику, 1986). Полагают, что невозможность усваивать элементами зародышевого мешка поступающие питательные вещества приводит к обильному накоплению их в клетках тапетума, которые в силу создавшихся условий начинают усиленно делиться и разрастаться (Савченко, 1973; Банникова, 1975).

Наши данные, еще раз подтверждая, что разрастание эндотелия — вторичное явление по отношению к дегенерации элементов зародышевого мешка, тем не менее

ставят под сомнение некоторые сложившиеся представления, а именно: 1) к пролиферации эндотелия приводит аномальное развитие как эндосперма, так и зародыша; 2) пролиферация возможна на любом этапе формирования семени; 3) пролиферацию индуцирует накопление питательных веществ в клетках эндотелия.

В наших исследованиях аномалии в развитии зародыша не оказывали никакого влияния на эндотелий, если при этом в семяпочке развивался нормальный эндосперм. Даже полное отсутствие зародыша в ряде семяпочек с эндоспермом не приводило к пролиферации интегументального тапетума. Вероятнее всего, пролиферация связана исключительно с аномалиями постгамного развития центральной клетки зародышевого мешка, к числу которых относятся отсутствие образования эндосперма, его замедленный рост и дегенерация на ранних стадиях.

Результаты проведенных исследований также демонстрируют несомненную связь пролиферации с изменением содержания гормонов в семяпочках. Первая попытка связать действие ФАВ и пролиферацию эндотелия была предпринята S. Satina и др. (1950). Авторы исходили из того, что причиной пролиферации эндотелия при межвидовых скрещиваниях является недостаток или отсутствие ФАВ, которые при опылении своей пыльцой привносятся пыльцевой трубкой. Позднее данное предположение не нашло экспериментального подтверждения. Впрыскивание в гибридную завязь различных смесей гормонов, витаминов и экстрактов из пыльцы своей формы не препятствовало аномальному разрастанию тапетума. К сожалению, авторы не учли, что даже чужеродная пыльцевая трубка может привносить в завязь достаточно гормонов для индукции ее роста и пролиферацию скорее провоцирует не недостаток, а наличие или избыток ФАВ в семяпочке. Поэтому мы предлагаем следующее объяснение причин пролиферации эндотелия.

Известно, что пыльцевая трубка содержит гормоны (гиббереллин и ИУК), в присутствии которых завязь начинает производить свои гормоны, стимулирующие рост ее стенки и формирование плода. Вероятно, при этом стимулируются к делению и клетки эндотелия, но в норме скорости роста эндотелия и эндосперма пропорциональны, в результате чего эндотелий остается однослойным. Дегенерация или замедленный рост эндосперма приводит к диспропорции в росте этих тканей. Интенсивность роста эндотелия, возможно, и не меняется, а изменяется лишь направление роста (от центробежного к центростремительному). Не испытывая механического давления со стороны развивающегося эндосперма, эндотелий образует многоклеточную структуру внутри семяпочки. Не исключено, что между эндотелием и эндоспермом могут также существовать своего рода конкурентные взаимоотношения. Нормальное развитие эндосперма угнетает деление клеток эндотелия, а если эндосперм оказывается менее жизнеспособным, эндотелий получает приоритет в развитии. Если принять данное предположение, становится понятным, почему в вариантах без гормональной обработки непременным условием пролиферации эндотелия было проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок, а в вариантах с применением ФАВ оно необязательно.

Это объяснение не противоречит и данным о пролиферации эндотелия у партенокарпических форм. Среди пасленовых такие случаи описаны у некоторых сортов картофеля и томата (Lesley, Lesley, 1953; Williams, 1955; Рыбченко, 1969). Еще F. Gustafson (1939) высказал предположение, что причина развития партенокарпических плодов заключается в том, что завязи этих растений уже на стадии бутона содержат достаточно гормона, чтобы вызывать их рост без опыления и оплодотворения. Позднее он экспериментально подтвердил, что в любой момент содержания ауксина в бутонах и завязях партенокарпических вариантов лимона и апельсина выше, чем в их семенных разновидностях. Корреляция концентрации гормонов в семяпочках со способностью завязывать партенокарпические плоды также установлена и для томата (Hassan, Marghany, 1987). Так, у партенокарпического сорта Северянин содержание гиббереллинов в семяпочке оказалось примерно втрое выше, чем у семенных сортов.

Из всего вышесказанного можно сделать следующее заключение. Индукция пролиферации эндотелия происходит исключительно на ранних стадиях постгамного

развития под влиянием изменения содержания гормонов в семяпочке и является результатом нарушения координации роста эндотелия и эндосперма.

В своей статье мы хотели бы остановиться также еще на одном аспекте, связанном с интегументальным тапетумом, который, по нашему мнению, заслуживает особого внимания. Это образование адвентивных зародышей из участков пролиферированного эндотелия. В ряде работ описано появление таких зародышей у томатов при межвидовых скрещиваниях (Андронова и др., 1986, и др.). Метод просветления семяпочек позволил нам исследовать огромное их количество (более 7000), среди которых около 4000 содержали пролиферированный эндотелий. Преимущество данного метода еще и в том, что он дает возможность рассматривать интактные структуры в разных плоскостях. Зарастание полости зародышевого мешка клетками эндотелия происходит обычно с 2 сторон параллельно оси семяпочки, при этом часто образуются различные «складки» и выпячивания. При рассмотрении в одной плоскости (подобно анализу микротомных препаратов) их можно ошибочно принять за проэмбрио. Ни в одном случае не было обнаружено истинных зародышеподобных структур. Если все же не исключать теоретическую возможность образования у томатов адвентивных зародышей на ранних стадиях, в условиях in vivo их дальнейшее развитие исключается из-за отсутствия эндосперма, потому что, как было показано выше, нормальный эндосперм и пролиферация эндотелия — взаимоисключающие события. Кроме того, и сам эндотелий обычно дегенерирует на 30—40-е сутки после опыления.

Мы изучили поведение эндотелиального клеточного комплекса в условиях in vitro. В основном он не проявлял признаков дальнейшего развития и обычно дегенерировал. Только при опылении пыльцой баклажана на среде, содержащей 6-БАП (1 мг/л) и ИУК (0.5 мг/л), была обнаружена семяпочка, у которой эндотелиальный клеточный комплекс увеличился в несколько раз по сравнению с интактным. На нем находились многочисленные биполярные структуры, число клеток в которых колебалось от 2 до 10. Образовывались они из клеток поверхностного слоя и были достаточно изолированы от основной ткани (см. таблицу-вклейку, *9*). Вероятно, эти структуры можно рассматривать как случай эндотелиального эмбриогенеза. Однако и здесь более продвинутых стадий получить не удалось.

Скорее всего, пролиферация эндотелия не может служить источником адвентивных зародышей in vivo у томатов и является лишь показателем нежизнеспособности центральной клетки/эндосперма. Способы же сохранения ценных зиготических зародышей в различных экспериментах следует искать в методах, способствующих снижению дефектности эндосперма и тем самым препятствующих пролиферации эндотелия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Е. В., Воробьева Г. А., Суриков И. М. Цитоэмбриологическое изучение постгамной несовместимости при межвидовом скрещивании *Lycopersicon esculentum* Mill. и *L. chilense* Dum. // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов. Кишинев, 1986. С. 206.

Банникова В. П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев, 1975. 284 с.

Илиева И., Молхова Е. Влияние гамма-облучения на микрогаметогенез, прорастание пыльцы и ранний эмбриогенез у перца // Генетика и селекция. 1979. Т. 12. № 4. С. 242—252.

Косова А. И., Кику В. Н. Цитоэмбриология томата. Кишинев, 1986. 230 с.

Рыбченко О. И. Развиток насінних зачатків у плодах партенокарпічних форм помидорів // Укр. бот. журн. 1959. Т. 16. № 1. С. 44—56.

Рыбченко О. И. Цитоэмбриология развития партенокарпических плодов у томатов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1960. 18 с.

Савченко М. И. Морфология семяпочек покрытосеменных растений. Л., 1973. 112 с.

Худяк М. И., Банникова В. П. Цитоэмбриологические основы несовместимости при отдаленной гибридизации покрытосеменных растений // Цитология и генетика. 1968. Т. II. № 2. С. 152—164.

Юдакова О. И., Еналеева Н. Х. Цитоэмбриологические предпосылки гаплоидии у томатов и перспективы их реализации при опылении облученной пыльцой // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Тр. Междунар. симпоз. Саратов, 1994. С. 163—165.

Abadjieva M. D. Cytoembryological investigations on induced parthenogenesis in *Lycopersicon esculentum* // Embryology and seed reproduction: Proc. VI Symp. St. Petersburg, 1992. P. 19—20.

Chopra R. N., Sachar R. C. Effect of some growth substances on fruit development // Phytomorphology. 1957. N 7. P. 387—397.

Cooper D. C., Brink R. A. Somatoplastic sterility as a cause of seed failure after interspecific hydridization // Genetics. 1940. Vol. 25. P. 593—617.

Gustafson F. The cause of natural parthenocarpy // Amer. J. Bot. 1939. Vol. 26. N 3. P. 189—193.

Hassan A. A., Marghany M. M. Genetics and physiology of parthenocarpy in tomato // Egypt. J. Hort. 1987. Vol. 14. N 2. C. 161—172.

Herr Jm. J. M. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 8. P. 785—790.

Lesley M. M., Lesley J. M. Fruitfulness, fertility and parthenocarpy in tetraploid species hybrids of *Lycopersicon* // J. Heredity. 1953. Vol. 44. N 6. P. 225—236.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15, N 13. P. 72—73.

Overbeek J., Conklin M. E., Blakeslee A. F. Chemical stimulation of ovule development and its possible relation to parthenogenesis // Amer. J. Bot. 1941. Vol. 28. N 7. P. 647—656.

Rick C. M. The development of sterile ovules in *Lycopersicon esculentum* // Amer. J. Bot. 1946. Vol. 33. N 4. P. 250—256.

Satina S., Blakeslee A. Fertilization in the incompatible cross *Datura stramonium* × *D. metel.* // Bull. Torrey Bot. Club. 1935. N 62. P. 301—312.

Satina S., Rappoport J., Blakeslee A. // Amer. J. Bot. 1950. N 37. P. 356—386.

Williams F. J. Seed failure in the chippewa variety of *Solanum tuberosum* // Bot. Gaz. 1955. Vol. 117. N 1. P. 10—15.

Саратовский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского
Саратов

Получено 7 XII 1998

SUMMARY

The development of endothelium in *Lycopersicon esculentum* (Rannii-83) after pollination with foreign, irradiated and colchicine-treated pollen as well as after the ovary treatment by growth substances has been investigated by express methods. The response of endothelium to these treatments was identical, e. g. spreading out of the tissue due to changes of hormonal balance in ovule as a result of disproportion in endothelium and endosperm growth. However adventive embryo do not develop from the endothelium cells.

УДК 582.475 : 581.12

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 11

© С. В. Загирова

СТРУКТУРА ПАРЕНХИМЫ КОРЫ И CO_2-ГАЗООБМЕН СТВОЛА У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *PINACEAE*

S. V. ZAGIROVA. BARK PARENCHYMA STRUCTURE AND CO_2 GAS EXCHANGE IN TRUNKS OF SOME *PINACEAE*

Изучали структуру наружной зоны вторичного луба и CO_2-газообмен ствола *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Вторичные лубы этих видов хвойных растений различаются по соотношению основных тканей. Клетки тяжевой паренхимы у пихты во всех участках ствола содержат хлоропласты с хорошо развитой гранальной системой. У сосны в клетках тяжевой паренхимы из верхних участков ствола отмечены хлоропласты, а в нижних — только амилопласты. У ели в этих клетках пластиды представлены амилопластами на всем протяжении ствола. Наиболее активное выделение углекислоты из ствола, предположительно происходящее из живых клеток ксилемы, отмечено у сосны. Интенсивность выделения углекислоты с поверхности ствола у исследуемых видов не зависит от типа пластид в клетках тяжевой паренхимы.

Ключевые слова: сосна, пихта, ель, ствол, паренхима коры, хлоропласт, дыхание.

Кора древесных растений определяется как совокупность тканей, расположенных снаружи от камбия (Лотова, 1987). Она включает в себя корку и вторичный луб с 2 структурно и функционально различающимися зонами — проводящей и непроводящей. Ствол пихты содержит также первичную кору, которая может сохраняться до 70—80 лет. Морфоанатомическое строение коры сосновых достаточно полно изучено. В работах отечественных и зарубежных авторов приводятся сведения о строении коры наиболее важных в хозяйственном отношении лесообразующих пород (Chang Ying-pe, 1954; Alferi, Evert, 1968, 1973; Еремин, Раскатов, 1974; Еремин, 1976, 1978; Grozdits et al., 1982; Лотова, 1987). Кора сосновых различается по цвету, скульптуре поверхности, толщине корки и анатомической структуре вторичного луба. Соотношение тканей во вторичном лубе меняется по высоте и радиусу сечения ствола. Обычно в наружной части в результате облитерации ситовидных элементов и дилатации клеток тяжевой паренхимы преобладают паренхимные, а во внутренней — ситовидные клетки. Наружная часть вторичного луба сосны содержит клетки тяжевой и лучевой паренхимы, небольшие участки из ситовидных клеток. У ели в ней отмечены склереиды, деформированные ситовидные клетки, лучи и кристаллоносные клетки. Непроводящая зона луба у пихты содержит клетки тяжевой паренхимы и склереиды, в то время как ситовидные клетки и лучи в ней почти не представлены.

Основными объектами электронно-микроскопических исследований флоэмы являются ситовидные клетки и клетки Страсбургера, выполняющие функцию перемещения органического вещества по дереву (Srivastava, O'Brien, 1966; Behnke, 1974; Гамалей, 1981а, б). Ультраструктурная организация других типов паренхимных клеток остается малоизученной.

Структура паренхимных клеток вторичного луба представляет для нас интерес в связи с изучением CO_2-газообмена ствола хвойных. Выделение CO_2 с поверхности ствола некоторые авторы рассматривают как внешнее проявление метаболизма его живых элементов, прежде всего клеток камбия (Кулл, Фрей, 1984; Забуга, Забуга, 1990). Однако видовые особенности углекислотного газообмена осевых органов хвойных растений могут быть связаны также с функцией паренхимы коры, клетки которой в отличие от других тканей наружной части вторичного луба содержат живую протоплазму.

Цель нашей работы — количественное описание анатомической структуры непроводящей зоны вторичного луба, ультраструктурной организации клеток тяжевой паренхимы и CO_2-газообмена ствола сосны, пихты и ели.

Материал и методика

Исследования проводили в 1995 и 1996 гг. на Ляльском лесоэкологическом стационаре, расположенном в средней подзоне тайги Республики Коми. Объектами исследований были выбраны 90-летние деревья сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. и ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. со стволами 21 м выс. и 25, 18 и 19 см в диам. соответственно на высоте 1.5 м, произрастающие в сосново-еловом древостое III класса бонитета (4Е3С30с + Б). Высечки коры и заболони (3—5 с каждого экземпляра) для анатомических и электронно-микроскопических исследований брали в середине августа на высоте ствола 1.5 и 9 м. Образцы для световой микроскопии фиксировали в 70 %-ном растворе этилового спирта. Срезы готовили на вибрационном микротоме, окрашивали пиронином-метиленовым зеленым (Скупченко, 1979). Просмотр и морфометрию срезов коры проводили на световом микроскопе «Amplival». Для этого использовали экран-насадку с нанесенной на него точечной сеткой. Общее число точек сетки 100 шт., расстояние между точками 5 мм. Число аналитических повторностей проведенных измерений — 20—25.

Одновременно фиксировали материал для электронно-микроскопических исследований. Образцы коры, взятые на высоте 1.5 и 9 м, помещали в 2.5 %-ный раствор глутарового альдегида, приготовленный на фосфатном буфере с pH 7.4 с добавлением танина. Вторичную фиксацию проводили в 1 %-ном растворе осмиевой кислоты с последующей дегидратацией образцов в серии этилового спирта и ацетона и заключением в эпон. Просмотр, морфометрия и фотографирование срезов выполнены с помощью электронного микроскопа «Tesla 500». Парциальный объем структурных компонентов тканей рассчитывали по методу, предложенному В. Б. Скупченко (1990). В таблицах приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки для 30—35 аналитических повторностей.

Скорость выделения CO_2 с поверхности ствола на высоте 1.5 и 9 м измеряли инфракрасным газоанализатором «Infralyt-4», подключенным по дифференциальной схеме. Скорость прокачки воздуха компрессором составляла 40 л · ч$^{-1}$. Поверхность ствола, на которой помещали камеру, предварительно очищали от лишайников. Камеры, изготовленные из полиэтиленовой пленки, прикрепляли по периметру ствола с помощью резиновых жгутов. Скорость выделения CO_2 стволом регистрировали в течение суток с интервалом 30 мин.

Результаты и обсуждение

У экспериментальных деревьев корка имела следующие морфологические признаки: у сосны в средней части она тонкая, легко отшелушивающаяся, а в нижней — толстая, продольно-трещинковатая; у пихты корка по всей протяженности ствола тонкая, гладкая, трещинковато-пластинчатая; у ели она пластинчатая, более толстая в нижней и тонкая в верхней части ствола. Толщина пробки на высоте 1.5 м составляла у сосны 5—6 мм, ели — 3—4, пихты — 0.5—1 мм.

Наружные зоны вторичного луба в стволе на высоте 9 м у исследованных видов различались соотношением тканей. На поперечных срезах парциальный объем паренхимных клеток составлял у сосны 63 %, у ели — 55, у пихты — 83 %, а ситовидных элементов соответственно 38, 45 и 4 %. Вторичный луб пихты отличался высокой объемной долей склереид (7 %) и слизевых клеток (5 %).

На тангенциальных срезах клетки тяжевой паренхимы дилатационной зоны вторичного луба имели округлую или бочонкообразную форму, их средняя высота составляла у ели 83.0 мкм, сосны — 75.3, пихты — 58.3 мкм. Морфометрический анализ ультратонких срезов показал, что парциальный объем протоплазмы в клетках тяжевой паренхимы у сосны более чем в 2 раза, у пихты в 1.5 раза больше, чем у ели (табл. 1). У ели тяжевая паренхима отличается высокой объемной долей клеточ-

ТАБЛИЦА 1

Парциальный объем структурных элементов тяжевой паренхимы в непроводящей зоне вторичного луба хвойных растений на высоте ствола 9 м

Объект	Парциальный объем, %				
	клеточных оболочек	межклетников	гиалоплазмы с органеллами	вакуолей	ядер
Сосна	18.4 ± 1.3	5.3 ± 1.5	47.7 ± 2.3	23.6 ± 3.4	5.1 ± 1.2
Пихта	18.4 ± 2.6	<1	26.3 ± 1.9	48.9 ± 3.7	7.2 ± 1.0
Ель	26.0 ± 2.8	36.5 ± 6.4	18.3 ± 3.8	18.0 ± 4.4	1.3 ± 0.8

ТАБЛИЦА 2

Количественная характеристика хлоропластов в клетках тяжевой паренхимы непроводящей зоны вторичного луба хвойных растений на высоте ствола 9 м

Объект	Число хлоропластов на срезе клетки	Площадь среза хлоропласта, мкм^2	Объем крахмальной гранулы в хлоропласте, %	Число гран на срез хлоропласта	Число тилакоидов в гране
Сосна	14.5 ± 1.1	14.2 ± 1.1	34.5	19.1 ± 2.5	5.5 ± 0.5
Пихта	15.0 ± 1.2	7.4 ± 0.6	51.4	8.0 ± 1.2	8.0 ± 1.2
Ель	3—4 амилопласта на срез клетки				

ных оболочек и межклетников. Цитоплазма клеток тяжевой паренхимы в коре пихты более насыщена рибосомами и содержит кроме центральной вакуоли большое число мелких вакуолей (см. таблицу-вклейку). У сосны и ели в клетках тяжевой паренхимы отмечено большое число липидных глобул. Парциальный объем вакуолей в этих клетках у пихты и ели был значительно выше, чем у сосны. У пихты и сосны клетки тяжевой паренхимы имели более высокий парциальный объем ядра, чем у ели. Структура клеточной оболочки, характер соединения паренхимных клеток между собой во вторичном лубе у данных видов сходны с описанием, данным для тяжевой паренхимы в древесине хвойных растений (Чавчавадзе, 1979).

Клетки тяжевой паренхимы наружной зоны вторичного луба содержали пластиды. На высоте ствола 9 м у ели они были представлены 3—4 амилопластами на срез клетки. У пихты и сосны отмечены клетки 2 типов: в одних клетках хлоропласты имеют крупные крахмальные гранулы и слабо развитую гранальную систему, в других — они содержат небольшие гранулы крахмала и хорошо сформированные граны (см. таблицу-вклейку). Хлоропласты в коре у сосны были крупнее в 1.5—2.0 раза и имели больше гран, чем хлоропласты пихты (табл. 2). Особенность хлоропластов пихты — более плотная строма, наличие пузырьков с электронно-прозрачным содержимым, высокий парциальный объем крахмальных гранул и большее число тилакоидов в гранах.

Структура пластид в паренхиме вторичного луба менялась с продвижением вниз по стволу. Например, у сосны клетки тяжевой паренхимы на высоте ствола 1.5 м имели только амилопласты (см. таблицу-вклейку, *4*). В нижней части ствола у пихты хлоропласты сохраняли гранальную структуру. У ели как в среднем, так и нижнем участках ствола клетки тяжевой паренхимы содержали амилопласты.

В. И. Харук и И. А. Терсков (1982) связывают изменение хлорофилла и каротиноидов в коре ствола с разной светопропускающей способностью корки. Возможно, установленные нами различия в размерах и структуре пластид в коре, взятой из

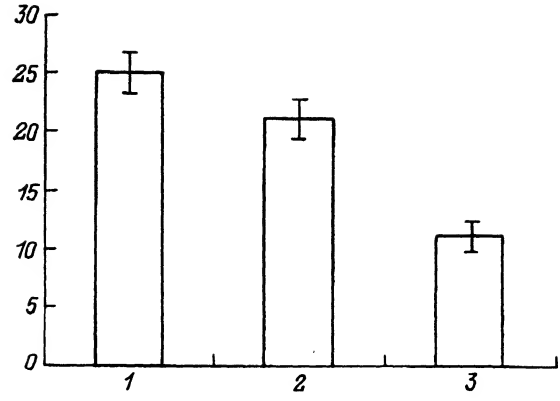


Рис. 1. Число слоев трахеид в формирующемся годичном кольце ствола ели (*1*), сосны (*2*) и пихты (*3*) на высоте 9 м в августе 1996 г.

По оси ординат — число слоев трахеид, шт.

разных участков ствола, также связаны с толщиной корки. С утолщением корки вниз по стволу и снижением количества света, проникающего к внутренним тканям, происходит деструкция гранальной системы в хлоропластах и их трансформация в амилопласты. Нефотосинтезирующие пластиды также являются важными субклеточными образованиями, которые осуществляют биосинтез аминокислот, крахмала, жирных кислот (Bowsher et al., 1996). Однако в отличие от хлоропластов метаболиты для этих процессов они получают из цитоплазмы.

Некоторые авторы (Кулл, Фрей, 1984; Забуга, Забуга, 1990) рассматривают процесс выделения углекислоты из ствола дерева как внешнее проявление функции живых клеток, прежде всего камбия. В то же время показано (Havranek, 1981; Загирова, Кузин, 1998), что дыхание ствола функционально зависит не от общего числа образовавшихся в результате деления камбия трахеид, а от количества клеток ксилемы, имеющих протоплазму. Поэтому скорость выделения углекислоты стволом можно рассматривать как показатель функционального состояния его ксилемы.

В период вегетации 1996 г. у сосны, ели и пихты различия в скорости выделения углекислоты стволом не соответствовали различиям в приросте древесины. Наиболее активная деятельность камбия нами отмечена в стволе ели, на что указывало число слоев трахеид по радиусу годичного кольца (рис. 1). В то же время наиболее активное выделение CO_2 наблюдали у ствола сосны (рис. 2). Это позволило предположить, что структура коры, а именно соотношение живых и неживых тканей, толщина и плотность корки у данных видов хвойных растений могут влиять на скорость выделения углекислого газа из ствола.

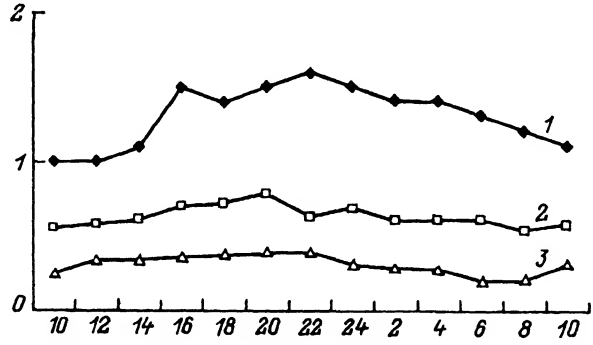


Рис. 2. Интенсивность дыхания ствола сосны (*1*), пихты (*2*) и ели (*3*) на высоте 9 м в августе 1996 г.

По оси ординат — скорость выделения CO_2, мг/дм^2 в ч; по оси абсцисс — время суток, ч.

Исходя из парциального объема паренхимных клеток в наружной части вторичного луба, наиболее активное дыхание должно было происходить в стволе пихты. Однако интенсивность углекислотного газообмена ствола пихты была несколько ниже, чем у сосны. Известно, что у хвойных растений хлорофиллсодержащая паренхима коры на свету реассимилирует 30—60 % углекислоты, выделяющейся из ствола наружу (Забуга, Забуга, 1981; Ялынская, 1999). У древесных растений процесс поглощения углекислоты наиболее активно происходит в первичной коре, которая содержит намного больше хлорофилла, чем вторичный луб (Харук, Терсков, 1982). Вероятно, благодаря сохранению первичной коры процесс фотоассимиляции внутритканевой CO_2 в стволе пихты идет интенсивнее, и мы наблюдали более низкую скорость выделения углекислоты из него, чем у сосны.

Таким образом, наши исследования показали, что в стволах сосны, пихты и ели вторичные лубы различаются по парциальному объему тканей, а клетки тяжевой паренхимы — по соотношению структурных элементов и количественным параметрам пластид. Нами не установлена связь интенсивности выделения углекислоты стволом со структурой пластид в клетках тяжевой паренхимы. Однако отмечено, что у сосны и пихты, имеющих более высокую долю паренхимных клеток в наружной части вторичного луба, активность дыхания выше, чем у ели. С сохранением первичной коры может быть связано снижение скорости выделения углекислоты из ствола пихты.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-50175).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы // Бот. журн. 1981а. Т. 66. № 8. С. 1081—1098.

Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы // Бот. журн. 1981б. Т. 66. № 9. С. 1233—1243.

Еремин В. М. Анатомия коры видов *Picea* Советского Союза // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 5. С. 700—709.

Еремин В. М. Анатомия коры видов рода *Pinus* (*Pinaceae*) Советского Союза // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 5. С. 649—663.

Еремин В. М., Раскатов П. Б. Анатомическое строение коры пихт Советского Союза // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 5. С. 680—688.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Содержание пигментов и ассимиляция углекислоты в коре ветвей и ствола сосны обыкновенной // Лесоведение. 1981. № 6. С. 24—31.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. О природе CO_2-газообмена ствола сосны обыкновенной // Физиология растений. 1990, Т. 37. Вып. 6. С. 1162—1169.

Загирова С. В., Кузин С. Н. Камбиальная активность и углекислотный газообмен ствола *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 5. С. 778—783.

Кулл О. Л., Фрей Т. Э. О дыхании ствола ели европейской // Лесоведение. 1984. № 4. С. 47—52.

Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М., 1987. 152 с.

Скупченко В. Б. Вибрационная микротомия мягких тканей. Сыктывкар, 1979. 56 с. (Сер. препринтов «Новые научные методики» / Коми фил. АН СССР; Вып. 2).

Скупченко В. Б. Морфметрия на экране электронного микроскопа // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1463—1467.

Харук В. И., Терсков И. А. Внелистовые пигменты древесных растений. Новосибирск, 1982. 88 с.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 190 с.

Ялынская Е. Е. Экофизиология дыхания сосны и CO_2-газообмен в сосновом ценозе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1999. 28 с.

Alferi F. J., Evert R. F. Seasonal development of the secondary phloem in *Pinus* // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 4. P. 518—528.

Alferi F. J., Evert R. F. Structure and seasonal development of the secondary phloem in the *Pinaceae* // Bot. Gaz. 1963. Vol. 134, N 1. P. 17—25.

Behnke H. D. Sieve-element plastids of *Gymnospermae*: their ultrustructure in relation to systematics // Plant. Syst. Evol. 1974. Vol. 123. N 1. P. 1—12.

Bowsher C. G., Tetlow I. J., Lacey A. E. et al. Integration of metabolism in non-photosynthetic plastids of higher plants // Life Sci. 1996. Vol. 319. P. 853—860.

Chang Ying-pe. Bark structure of North American Conifers // US Dep. Agr. Techn. Bull. 1954. N 1095. P. 1—86.

Grozdits G. A., Godkin Sh. E., Keith C. T. The periderms of three North American Conifers. Pt. 1: Anatomy // Wood Sci. Technol. 1982. N 16. P. 305—316.

Havranek W. M. Stammatmung, Dickenwachstum und Photosynthese einer Zibe (*Pinus cembra* L.) und der Waldgrenze // Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt. Wien. 1981. Bd 142. N 2. S. 443—467.

Srivastava L. M., O'Brien T. P. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. II: Secondary phloem of *Pinus strobus* L. // Canad. J. Bot. 1966. Vol. 61. N 3-4. P. 277—293.

Институт биологии
Коми научного центра УрО РАН
Сыктывкар

Получено 16 VI 1997

SUMMARY

Secondary phloem anatomy, parenchyma ultrastructure and CO_2 gas exchange are compared in trunks of *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb. and *Abies sibirica* Ledeb. It is supposed that bark structure effect on CO_2 outflow rate in tree trunks.

УДК 581:9:502.4(470.13)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 11

© С. В. Дегтева, В. А. Мартыненко

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ФЛОРА ПРИРОДНОГО ПАРКА «ЮГЫД-ВА» (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

S. V. DEGTEVA, V. A. MARTYNENKO. VEGETATION AND FLORA OF THE NATIONAL NATURE PARK «YUGYD-VA» (THE KOMI REPUBLIC)

Дана характеристика растительности равнинной, предгорной и горной ландшафтной зон, приведена систематическая и географическая структура флоры Государственного природного национального парка Республики Коми «Югыд-Ва», включенного в списки мирового наследия ЮНЕСКО.

Ключевые слова: Республика Коми, природный парк «Югыд-Ва», флора, растительность.

Государственный природный национальный парк Республики Коми «Югыд-Ва» — один из крупнейших природоохранных объектов федерального значения, утвержденный постановлением правительства Российской Федерации в 1994 г., а в 1995 г. включенный в список мирового наследия ЮНЕСКО. Он занимает площадь около 20 тыс. км^2 и расположен на западном склоне Уральского хребта, охватывая горную, предгорную и равнинную орографические зоны. Протяженность парка с севера на юг составляет 280 км, с запада на восток — от 50 до 100 км. Границы резервата проходят по р. Кожим, отрезкам долины рек Косью, Большая Сыня, Большой Паток, Щугор, Подчерем (см. рисунок). Его восточным рубежом является Уральский хребет с наиболее высокими вершинами в пределах Приполярного Урала — гора Народа (1896 м над ур. м.) и гора Карпинского (1803 м над ур. м.). Для Северного Урала характерны сглаженные формы рельефа с максимальными высотами не более 1619 м (гора Тельпос-из). Предгорная полоса имеет увалистый характер, бóльшая часть ее поднимается всего на 200—300 м над ур. м., местами на этом фоне располагаются низкогорные гряды — «пармы», достигающие высоты до 700 м. Печорская низменность занимает не более 17 % территории парка и представляет собой волнистую, понижающуюся с юга на север равнину (Гладкова, 1977).

Территория природного парка в ботаническом отношении исследована неравномерно. Сведения о растительности и видовом составе сосудистых растений отдельных его частей имеются в работах Ю. Д. Цинзерлинга (1935), В. С. Говорухина (1937), Ю. П. Юдина (1950, 1951), П. Л. Горчаковского (1966), К. Н. Игошиной (1966) и др. Все эти данные были учтены в сводке «Флора северо-востока европейской части СССР» (1974, 1976, 1977). В последующие годы на территории парка работали Н. И. Непомилуева и А. Н. Лащенкова (Непомилуева и др., 1976; Лащенкова, 1977; Непомилуева, Лащенкова, 1978; Непомилуева, 1978, 1984). В настоящее время довольно полно изучена флора 2 участков резервата: верхнего течения р. Кожим (Мартыненко, 1986; Дегтева, 1990; Лавренко, 1994, и др.) и нижнего течения р. Подчерем (Мартыненко, 1992), рассматриваемых в качестве горной и равнинно-предгорной локальных флор.

Природные условия

Климат в пределах резервата суровый, с длительной холодной зимой (с октября до середины апреля) и коротким прохладным летом (с июня до середины августа). В зимний период преобладает пасмурная, ветреная погода, не менее 30 дней температура воздуха держится ниже –20 °С, а в отдельные дни она может понижаться до –55 °С. В течение зимы на равнине выпадает в среднем 270 мм осадков, в предгорьях и горах их количество возрастает до 400 мм и более. В Печорской низменности мощность снежного покрова составляет в среднем 1 м, в горно-лесном поясе — 2 м. Распределение снега в горах неравномерное: сильные зимние ветры сдувают его с вершин в межгорные понижения и долины, где накапливается снежная масса мощностью до 10 м, в некоторых местах она не успевает растаять в течение лета.

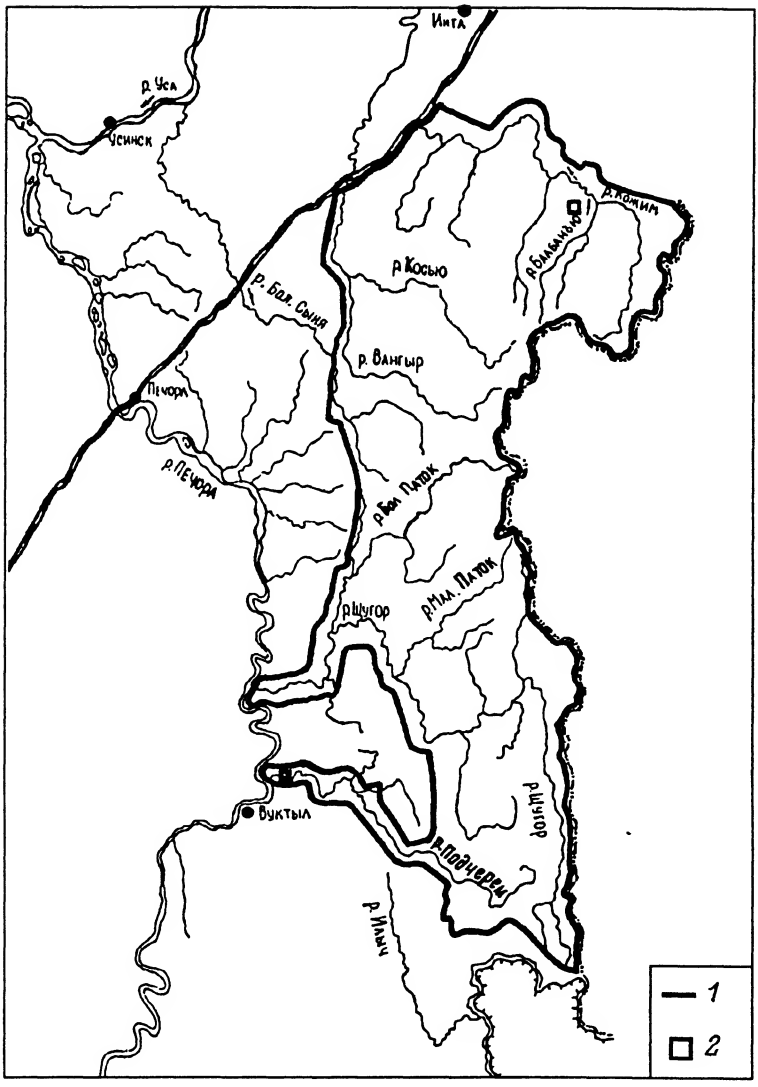
Продолжительность вегетационного периода на равнине не превышает 80, а в горах — 60 дней; имеют место резкие перепады суточных температур, особенно в горной части парка, где днем может быть до +20, а ночью ниже 0 °С. Преобладают осадки ливневого характера, их количество растет от равнины к горам от 150 до 230 мм. В периоды летних возвратов холодов возможно выпадение снега. В середине августа на всей территории резервата наблюдаются ночные заморозки (Братцев, 1977).

В связи с различным характером рельефа почвенный покров довольно пестрый. В Печорской низменности преобладают глееподзолистые, болотно-подзолистые, болотные почвы и подзолы. В горах в распределении почв наблюдается вертикальная зональность: горно-лесные и горно-луговые почвы нижних поясов сменяются горно-тундровыми почвами. Значительные площади горных склонов лишены почвенного покрова, заняты каменистыми осыпями и выходами скал (Атлас..., 1964).

Растительность

Растительный покров территории национального природного парка «Югыд-Ва» имеет сложную организацию. Он несет черты зональности, обусловленные значительной протяженностью территории с юга на север. Кроме того, определяющее влияние на облик растительности оказывают меридиональные горные цепи Урала. Основные ландшафтные зоны парка — равнинная, предгорная (увалистая) и горная — контрастны по геоморфологии, климатическим условиям и, как следствие, характеризуются различным почвенным и растительным покровом. Согласно принятому ботанико-географическому районированию (Исаченко, Лавренко, 1980), большая часть природного парка относится к Урало-Западносибирской провинции, темнохвойные и смешанные лиственно-темнохвойные леса равнинной ландшафтной зоны входят в состав Североевропейской провинции. Основные типы растительности: леса равнинных пространств, предгорий и склонов Уральских гор, а также горные тундры.

Равнинная ландшафтная зона изобилует низинными участками. Здесь, в условиях повышенного увлажнения, нередко имеющего застойный характер, развиваются



Национальный природный парк «Югыд-Ва» Республики Коми.

1 — границы парка, *2* — точки исследования локальных флор.

преимущественно подзолисто-глеевые и торфяные болотные почвы. В растительном покрове преобладают заболоченные еловые (*Picea obovata* Ledeb.) и березово-еловые долгомошные и сфагновые леса. Избыточное увлажнение на фоне сурового климата сдерживает нормальное развитие древостоев. Сомкнутость крон не превышает 0.4—0.5, средний бонитет насаждений V—Va.

На плоских участках водоразделов, а также в неглубоких депрессиях рельефа формируются леса долгомошного типа, в напочвенном покрове которых преобладает *Polytrichum commune*; довольно значительна примесь зеленых (*Pleurosium schreberi, Hylocomium splendens*) и сфагновых (*Sphagnum russowii*) мхов. Из доминантов травяно-кустарничкового яруса наиболее характерны *Equisetum sylvaticum* L. (в местообитаниях с проточным увлажнением) и *Carex globularis* L. (на участках, где увлажнение носит застойный характер). Постоянные, но менее обильные компоненты покрова лесов этого типа — *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Rubus chamae-*

morus L. Заболоченные водораздельные пространства с застойным характером увлажнения и торфяными почвами занимают сфагновые леса с угнетенными древостоями Va бонитета. Микрорельеф сфагновых лесов неоднородный, что в свою очередь обусловливает неоднородность травяно-кустарничкового яруса. Кустарнички — брусника и черника — малообильны, растут в основном на кочках. В мочажинах обычны *Equisetum sylvaticum, Rubus chamaemorus, Carex globularis*. Мощный моховой покров состоит из сфагнов (*Sphagnum girgensohnii, S. warnstorfii, S. angustifolium, S. balticum, S. russowii*). В зависимости от обилия того или иного вида растений леса этого типа подразделяются на осоково-сфагновые, хвощево-сфагновые, морошково-сфагновые и осоково-морошково-сфагновые. Наиболее широко распространены хвощево-сфагновые и осоково-сфагновые. Довольно обычны и кустарничково-сфагновые леса, в покрове которых ведущую роль играют голубика, багульник и в меньшей степени водяника. В некоторых сообществах развит кустарниковый ярус, образованный *Betula nana* L. с примесью *Salix phylicifolia* L. и *S. lapponum* L. Изредка на заболоченных водоразделах Печорской низменности встречаются кустарничково-сфагновые и травяно-сфагновые кедровники. Лесные массивы чередуются с болотами, в центре которых иногда расположены небольшие озера. Кочки болот заняты *Ledum palustre* L., *Betula nana, Andromeda polifolia* L.; мочажины — *Carex* sp. и *Eriophorum* sp. (Лащенкова, 1977). На ровных участках прирусловой зоны вдоль рек и около их устьев встречаются участки лугов с пестрым составом, включающие равнинные (*Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Vicia cracca* L., *Poa pratensis* L. и др.) и горные (*Hedysarum alpinum* L., *Phleum alpinum* L. и др.) луговые виды.

В предгорной ландшафтной зоне и нижних частях склонов гор преобладают еловые и березово-еловые с кедром *Pinus sibirica* Du Tour зеленомошные леса северотаежного типа, в меньшей степени распространены долгомошные и сфагновые. По вырубкам и гарям на месте коренных типов леса часто формируются березняки из *Betula pubescens* Ehrh. Благодаря возвышенному характеру рельефа лесные сообщества заболочены в меньшей степени, чем в равнинной ландшафтной зоне. Наиболее характерны для данной территории зеленомошные и лишайниково-зеленомошные черничные леса, которые приурочены к пармам, склонам речных долин, а также к нижней части склонов гор. Среди трав и кустарничков господствует *Vaccinium myrtillus*. В различных экологических условиях заметного обилия могут достигать и другие виды растений. На более сухих и бедных почвах увеличивается доля *Vaccinium vitis-idaea*, в переувлажненных местообитаниях разрастается *Equisetum sylvaticum*, а при пониженной аэрации почв — *Carex globularis*. К северу в травяно-кустарничковом покрове лесов увеличивается роль *Empetrum hermaphroditum*, а в южной части парка — *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Oxalis acetosella* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray. В предгорьях обычны также ельники голубично-зеленомошные. В лесах этого типа среди мощно развитого покрова зеленых мхов часто встречаются пятна кукушкина льна и появляются латки сфагнумов. В травяно-кустарничковом ярусе абсолютно преобладает *Vaccinium uliginosum*, незначительную примесь образуют *Carex globularis, Equisetum sylvaticum, Avenella flexuosa* (L.) Drej.

В слабодренированных местообитаниях — на пологих склонах и выровненных вершинах парм — развиваются кедрово-еловые с березой долгомошные леса. Над ковром кукушкина льна с пятнами сфагновых мхов по-прежнему господствуют *Vaccinium myrtillus* и *V. uliginosum*, в их покров вкраплены другие виды кустарничков — *Empetrum hermaphroditum, Ledum palustre, Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. и немногочисленные травянистые растения — *Rubus chamaemorus, Equisetum sylvaticum*. На плохо дренированных пространствах водоразделов и по окраинам болот распространены заболоченные сфагновые темнохвойные леса. По составу и сложению они мало отличаются от лесов равнинной тайги.

В темнохвойных насаждениях примесь наряду с кедром образует пихта (*Abies sibirica* Ledeb.). Древостои с преобладанием пихты встречаются редко, приурочены к долинам рек или нижней части склонов гор. Пихтарники преимущественно спелые и перестойные, VII—IX классов возраста, V—Va классов бонитета. Среди долинных пихтовых лесов

обычны черничные, папоротничковые и травянистые, а на водораздельных пространствах преобладают черничные и долгомошные пихтарники (Лащенкова, 1977).

В горной ландшафтной зоне древостои состоят из ели сибирской, лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb., пихты сибирской и кедра сибирского. Из лиственных пород наиболее обычным компонентом древесного яруса является береза. В горах наряду с *Betula pubescens* широко распространена береза извилистая *B. tortuosa* Ledeb. (Лащенкова, 1977).

В горных лесах южной части парка (бассейн р. Щугор), относящихся к переходной полосе между средней и северной подзонами тайги, значительную роль в формировании древостоев наряду с елью играют пихта и кедр. Отличительной особенностью этих лесов является их разреженность. Низкая сомкнутость крон (0.4—0.6) определяет мозаичное строение нижних ярусов лесных сообществ. Видовой состав травяно-кустарничкового яруса беден. Господствуют кустарнички, распространенные преимущественно в северных широтах (*Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Ledum palustre, Empetrum hermaphroditum*), из травянистых растений наиболее обычны *Avenella flexuosa, Carex globularis, Equisetum sylvaticum*. Моховой покров мощно развит и сформирован обычно зелеными мхами. На участках с повышенным увлажнением ведущую роль в напочвенном покрове играют сфагновые мхи, на дренированных местообитаниях среди зеленых мхов появляются пятна лишайников. Подлесок слабо выражен, образован отдельными невысокими кустами рябины *Sorbus aucuparia* L. и можжевельника *Juniperus communis* L., реже ольховником *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar и карликовой березкой.

В северной части природного парка (бассейны рек Большая Сыня и Кожим) основной лесообразующей породой в нижних частях склонов Уральских гор наряду с елью становится лиственница сибирская. В горно-лесном поясе широко распространены кустарничково-зеленомошные и кустарничково-травянистые редкостойные лиственничники, в поймах горных рек и по ложбинам стока — крупнотравные, на пологих склонах коренных берегов речных долин — злаково-разнотравные лиственничные редколесья и редины (Лащенкова, 1977; Дегтева и др., 1994). Среди кустарничково-зеленомошных лиственничных лесов обычны ерниково-черничные. Под разреженным пологом лиственницы, деревья которой достигают высоты 12—15 м при диаметре стволов 30—35 см, формируется густой подлесок из *Betula nana*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Vaccinium myrtillus*, отмечены немногочисленные растения *Carex globularis, Trientalis europaea* L. В моховом покрове с доминированием *Hylocomium splendens* значительна примесь кустистых лишайников — *Cladina arbuscula, C. rangiferina*.

В верхней части горно-лесного пояса распространены травянистые лиственничные редколесья. Древесный ярус разреженный, сомкнутость крон редко превышает 0.3. В подлеске встречаются *Rosa acicularis* Lindl., *Juniperus sibirica* Burgsd., *Duschekia fruticosa*. На участках, где древостои нарушены рубками, густые заросли образует *Betula nana*. Травяной покров густой, образован большим числом (от 30 до 50) видов. В верхнем ярусе травостоя обычны *Calamagrostis purpurea, Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Aconitum septentrionale* Koelle. Во втором ярусе встречаются *Veratrum lobelianum* Bernch., *Trisetum sibiricum* Rupr., *Avenella flexuosa, Bistorta major* S. F. Gray, *Geranium albiflorum* Ledeb. Пышно развитый травяной покров угнетает мхи. Чаще других видов в напочвенном покрове встречается *Pleurozium schreberi*, образующий пятна, покрывающие до 30—40 % почвы. В более влажных местообитаниях — в нижней части склонов гор, по коренным берегам в долинах рек — распространены крупнотравные лиственничники, в покрове которых заметного обилия достигают *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Angelica sylvestis* (L.) Hoffm., *Crepis sibirica* L., *Aconitum septentrionale* Koelle.

С подъемом в горы Урала все отчетливее проявляется вертикальная поясность растительного покрова. Помимо лесного пояса можно выделить еще 2 основных вертикальных пояса растительности: подгольцовый и гольцовый. С высотой полог лесов начинает изреживаться, появляются угнетенные и суховершинные деревья.

Редкостойные горные леса постепенно сменяются редколесьями, чередующимися с участками горных тундр. Верхняя граница лесов в южной части парка проходит на высоте около 700 м над ур. м., а на Приполярном Урале она опускается до 400—200 м. Отметки границы леса значительно колеблются в зависимости от крутизны и экспозиции склонов, особенностей геоморфологического строения, а также некоторых исторических причин. Продвижение лесной растительности в горы может сдерживаться наличием значительных по площади каменистых россыпей (склоны горы Тима-из, вершины Овин-пармы) или скоплением в зимний период больших масс снега (восточные склоны горы Ууты, Хальмер-Сам). На верхнюю границу леса в пределах Северного Урала выходят ель, пихта, кедр и береза, на Приполярном Урале — ель, лиственница, береза. Выше границы леса распространены группировки кустарников — ивы, карликовой березки, можжевельника, ольховника. Группировки можжевельника более характерны для южной части парка, ивняки широко распространены на Приполярном Урале и по ложбинам стока. Участки редколесий и кустарников местами чередуются с горными лугами. По краям нагорных террас и на горных склонах образуются мелкотравные разнотравно-злаковые или злаковые луга, основным компонентом которых является *Avenella flexuosa*. К ложбинам стока и участкам нагорных террас с богатыми почвами приурочены разнотравные луга. Весной их сплошным белым ковром покрывают цветущие растения *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub — эндемичного для Урала растения. Летом на горных лугах преобладает крупнотравье: *Aconitum septentrionale, Delphinium elatum* L., *Paeonia anomala* L,. *Veratrum lobelianum* Bernh., *Angelica archangelica* L. В нижних ярусах обычны *Bistorta major, Trollius europaeus* L., *Alchemilla* sp.

Чем ближе к вершинам Урала, тем суровее условия для жизни растений. Все большие площади занимают тундровые группировки. Наиболее приспособлены к жестким условиям гольцового пояса споровые растения. Самые обычные и обильные среди них лишайники родов *Cladina, Cladonia, Cetraria, Alectoria*, мхи рода *Polytrichum*, а также *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens*, *H. pyrenaicum*; на дренированных участках к лишайникам обычно примешиваются мхи рода *Racomitrium*, а на участках с повышенным увлажнением зеленые мхи сменяются сфагновыми. Среди семенных растений наиболее типичны кустарнички (*Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Staud., *Vaccinium uliginosum, V. myrtillus, V. vitis-idaea*). Вместе с кустарничками встречаются карликовые ивы (*Salix reticulata* L., *S. nummularia* Anderss., *S. polaris* Wahlenb.) и *Betula nana*. Травянистые растения немногочисленны, преобладают виды, тяготеющие к северным широтам, — *Bistorta major, Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czern., *Tephroseris palustris* (L.) Reich. и др. Несмотря на относительно невысокое видовое разнообразие флоры горных тундр, здесь встречаются редкие растения, характерные только для высокогорий. Это внесенные в региональный список охраняемых видов *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Harrimanella hypnoides* (L.) Cov., *Diapensia lapponica* L.

Выше отметки 1000—1100 м на Северном и 300—700 м на Приполярном Урале простираются каменистые россыпи. На камнях образуют налеты мхи и лишайники. На участках мелкозема, занимающих не более 10 % площади, встречаются немногочисленные сосудистые растения (*Juncus trifidus* L., *Deschampsia glauca* C. Hartm., *Oxyria digyna* (L.) Hill., *Bistorta major, Saxifraga nivalis* L.).

К числу редких растительных сообществ, встречающихся на территории природного парка, относятся кедровники. Насаждения, в которых по запасу и числу стволов преобладает *Pinis sibirica*, распространены преимущественно в бассейне р. Шугор (в верхнем течении — по склонам гор Овинпарма и Уутапарма, в среднем течении — в районе Средних ворот), а также по окраинам болот на водоразделе Печоры и Большого Патока (Лащенкова, 1977; Непомилуева, 1978). Наиболее распространенный тип леса — кедровник черничный. Кедрачи, в покрове которых преобладает *Vaccinium myrtillus*, обычно формируются по склонам коренных берегов речных долин, склонам гор Северного Урала с супесчаными и суглинистыми почвами. Экологические условия здесь

благоприятны для роста кедра; диаметр стволов отдельных лесных великанов составляет более полуметра, а ежегодный прирост в высоту достигает 40 см. На фоне преобладания *Pinus sibirica* в древостоях обычна примесь *Picea obovata* и *Betula pubescens*, реже *Abies sibirica*. Подлесок не развит или образован отдельными кустами *Juniperus communis, Sorbus aucuparia, Salix caprea* L. В травяно-кустарничковом покрове наиболее постоянны *Vaccinium myrtillus, Empetrum hermaphroditum, Oxalis acetosella, Lycopodium annotinum* L. На замшелых пнях и колодах обильна *Linnaea borealis* L.

Флора

Всего в пределах парка отмечено 676 видов сосудистых растений из 297 родов и 91 семейства. Перечень 10 ведущих семейств тот же, что по всей флоре таежной зоны Республики Коми (Мартыненко, 1996), однако порядок их расположения несколько иной (табл. 1). Наибольшим видовым разнообразием отличается сем. *Cyperaceae*, что свидетельствует о горном характере флоры резервата (Лавренко, 1994). Далее с небольшим разрывом в числе видов следует *Asteraceae*. Сем. *Poaceae* имеет значительно меньше видов и занимает 3-е место. Всего в 10 ведущих семействах содержится 60 % состава флоры парка, что характерно для флор, занимающих северное положение в Голарктике (Толмачев, 1974). 40 семейств представлены всего 1 видом, среди них *Nymphaeaceae, Papaveraceae, Campanulaceae* и др.

Как и в других флорах умеренной Голарктики, наиболее богаты видами роды *Carex* и *Salix* (табл. 1), горный характер видового состава определяет наличие среди ведущих родов *Poa, Saxifraga, Pedicularis*.

Географическая структура флоры резервата весьма специфична. При господстве в растительном покрове парка горных и равнинных лесов вполне закономерным является преобладание в нем видов бореальной широтной группы (табл. 2). К ней относятся почти все лесообразующие породы, значительная часть кустарников (*Salix dasyclados* Wimm., *Rosa acicularis, Lonicera pallasii* Ledeb.), кустарничков (*Vaccinium myrtillus, Linnaea borealis*) и многие виды трав (*Calamagrostis purpurea, Aconitum septentrionale, Geranium sylvaticum* L. и др.). Значительная протяженность горно-тундрового пояса обусловила большое разнообразие аркто-альпийской группы, занимающей второе место по числу видов. Преимущественно аркто-альпийскими видами представлены семейства ситниковых (8 из 17), камнеломковых (6 из 9), в значительной степени семейства гвоздичных (11 из 38), норичниковых (9 из 25), розоцветных (11 из 40) и др. Некоторые виды из этой группы доминируют или содоминируют в горно-тундровых, реже в болотных сообществах парка (*Dryas punctata* Juz., *Salix reticulata, Arctous alpina*(L.) Niedenzu, *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe и др.). В горных поясах и на равнине заметную роль играют растения гипоарктической широтной группы. При меньшем, по сравнению с аркто-альпийскими видами, разнообразии они нередко являются доминантами и содоминантами лесных, болотных и тундровых фитоценозов (*Salix phylicifolia, Betula nana, B. tortuosa, Duschekia fruticosa, Rubus chamaemorus, Vaccinium uliginosum, Empetrum hermaphroditum, Calamagrostis lapponica* (Wahl.) C. Hartm., *Eriophorum vaginatum* L. и др.). Доля в растительном покрове арктической широтной группы невелика, арктические виды встречаются в парке на скалах и в горных тундрах (*Carex arctisibirica, Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm., *Artemisia tilesii* Ledeb.), на торфяниках (*Carex rariflora* (Wahl.) Smith, *C. atrofusca* Schkuhr и др.), около водоемов (*Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.), на бечевниках (*Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. и др.). Северные широтные группы в общей сложности составляют более 28 % флоры резервата, что обусловлено горным характером его рельефа и северным положением на европейском Северо-Востоке. Нередко многие виды северных широтных групп мигрируют по бечевникам рек с гор на равнину.

Разнообразие неморальной и горно-степной групп в парке невелико, а ценотическая роль их несущественна. Они состоят из реликтов позднеплейстоценового (*Ane-*

mone sylvestris L., *Hedysarum alpinum, Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Aster alpinus* L.) и среднеголоценового (*Viola mirabilis* L., *Stellaria nemorum* L., *Aegopodium podagraria* L. и др.) климатических периодов (Горчаковский, 1966).

Полизональная группа включает в себя виды, распространенные в нескольких природных зонах. В большинстве своем это растения, заселяющие свободные субстраты (*Equisetum arvense* L.), рудеральные экотопы (*Plantago major* L., *Chenopodium album* L. и др.), формирующие водные растительные сообщества (*Ceratophyllum demersum* L., виды рода *Potamogeton* и др.). В таежной зоне северо-востока Европейской России известно 125 полизональных видов (Флора..., 1987), в малоосвоенном хозяйственной деятельностью человека природном парке их всего 40, что составляет лишь 6 % его флоры.

Как и во всей флоре тайги северо-востока Европейской России, большая часть видов, встречающихся в национальном парке, имеет голарктические и евразиатские ареалы (табл. 2). Значительно меняется соотношение европейской и азиатской долготных групп. Во всем регионе в лесной зоне доля европейских видов в 4 раза больше, чем азиатских, а во флоре парка они принимают почти равное участие, что обусловлено его пограничным положением между Европой и Азией. Сибирские виды, в частности хвойные породы (*Abies sibirica, Larix sibirica, Picea obovata, Pinus sibirica*), определяют характер ландшафта парка. Из европейской группы заметную ценотическую роль играют *Avenella flexuosa, Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. Fuchs, *Angelica archangelica, Melampyrum sylvaticum* L. и др.

Количество плюрирегиональных (почти космополитных) видов в пределах резервата незначительно (*Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Callitriche palustris* L., *Poa annua* L. и др.).

На рассматриваемой нами территории насчитывается 12 эндемиков и субэндемиков — *Elytrigia reflexiaristata* Nevski (Nevski), *Gagea samojedorum* Grossh., *Gypsophila uralensis* Less., *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub, *Lotus peczoricus* Min. et Ulle, *Astragalus gorodkovii* Vassil., *Linum boreale* Juz., *Thymus talijevii* Klok. et Shost., *Castilleja arctica* subsp. *vorkutensis* Rebr. — и несколько видов рода *Alchemilla*. Все они либо уже включены в список охраняемых в Республике Коми растений (Редкие..., 1982), либо предложены для охраны наряду с реликтовыми (*Alyssum obovatum* (C. A. Mey) Jurcz., *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC.) и малочисленными в природе региона видами (*Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtch., *Dendranthema zawadskii* (Her.) Tzvel. и др.).

Из видов, упоминаемых в «Красной книге РСФСР» (1988), в парке встречаются *Cypripedium calceolus* L., *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó, *Castilleja arctica* subsp. *vorkutensis*.

Районы расположения 2 локальных флор имеют разную степень освоенности территорий: на Кожиме осуществлялась разработка россыпных месторождений полезных ископаемых, для чего создавались временные поселки; на Подчереме длительное время производились заготовки и сплав леса, существуют постоянные населенные пункты.

Локальные флоры верхнего течения р. Кожим и нижнего течения р. Подчерем, расположенные соответственно в северной горной и юго-западной равнинно-предгорной частях природного парка «Югыд-Ва», обнаруживают существенные различия в уровне видового богатства, включая в первом случае 371 вид из 178 родов и 61 семейства, во втором — 444 вида из 244 родов и 78 семейств. В южной части резервата отсутствуют семейства *Papaveraceae, Linaceae, Limoniaceae* и др., в северной — *Butomaceae, Araceae, Lemnaceae, Fumariaceae, Oxalidaceae* и др. Систематическая структура локальных флор разная.

Среди 10 ведущих семейств горной флоры Кожима 1-е место занимает *Cyperaceae*, следующие за ним *Asteraceae* и *Poaceae* имеют одинаковое число видов (табл. 1), замыкает десятку сем. *Juncaceae*. Флора Подчерья имеет ярко выраженные равнинные черты: на 1-м месте располагается *Asteraceae*, на 2-м и 3-м — *Poaceae* и *Cyperaceae*, причем разнообразие осоковых значительно ниже, чем на Кожиме. В отличие от

ТАБЛИЦА 1

Флористический спектр парка «Югыд-Ва» и его локальных флор

Семейство	Весь парк		Кожим		Подчерье		Род	Весь парк		Кожим		Подчерье	
	А	Б	А	Б	А	Б		А	Б	А	Б	А	Б
Cyperaceae	73	1	40	1	31	3	*Carex*	57	1	33	1	21	1
Asteraceae	71	2	38	2—3	49	1	*Salix*	23	2	15	2	15	2
Poaceae	55	3	38	2—3	41	2	*Poa*	12	3—4	9	3	8	4—6
Rosaceae	40	4	18	6	29	4	*Ranunculus*	12	3—4	8	4	9	3
Caryophyllaceae	38	5	21	4	21	6	*Alchemilla*	11	5	+	+	5	9—11
Ranunculaceae	30	6	19	5	23	5	*Stellaria*	10	6—7	7	5—9	7	7
Brassicaceae	28	7	17	7	+	+	*Viola*	10	6—7	+	—	8	4—6
Scrophulariaceae	25	8	14	9	14	9—10	*Juncus*	9	8	7	5—9	+	+
Salicaceae	24	9	16	8	16	7—8	*Saxifraga*	8	9—10	7	5—9	5	9—11
Fabaceae	21	10	+	+	16	7—8	*Pedicularis*	8	9—10	7	5—9	+	+
Juncaceae	+	+	13	10	+	+	*Equisetum*	+	+	7	5—9	8	4—6
Polygonaceae	+	+	+	+	14	9—10	*Luzula*	+	+	6	10	+	+
							Rumex	+	+	+	+	6	8—9
Видов в 10 семействах	406 (60 %)		224 (60 %)		254 (57 %)		*Galium*	+	+	+	+	6	8—9

Примечание. А — число видов растений в ведущих семействах и родах, Б — место в спектре, + — семейство или род не относятся к ведущим.

ТАБЛИЦА 2

Географический спектр парка «Югыд-Ва» и его локальных флор

Широтная группа	Весь парк		Кожим		Подчерье		Долготная группа	Весь парк		Кожим		Подчерье	
	А	Б	А	Б	А	Б		А	Б	А	Б	А	Б
Бореальная	365	54.3	159	42.8	306	69.0	Голарктическая	258	38.5	160	43.1	156	34.9
Полизональная	41	6.0	9	2.4	39	8.7	Евразиатская	205	30.0	98	26.4	173	39.0
Гипоарктическая	66	9.7	58	15.3	36	8.1	Европейская	99	14.6	38	10.2	61	14.0
Арктоальпийская	118	17.4	100	27.0	32	7.2	Азиатская	91	13.4	66	17.7	40	9.0
Арктическая	42	6.2	37	10.0	3	0.7	Плюрирегиональная	13	2.0	4	1.0	10	2.2
Неморально-бореальная	22	3.2	5	1.3	13	3.0	Эндемичная	10	1.5	5	1.3	4	0.9
Горно-степная	22	3.2	3	0.8	15	3.3							
Всего видов	676	100.0	371	100.0	444	100.0	Всего видов	676	100.0	371	100.0	444	100.0

последнего на юге резервата в число ведущих семейств попадают *Fabaceae* и *Polygonaceae*. 8 семейств являются ведущими в каждой из 2 флор.

Спектр родов начинается в обоих случаях с *Carex* и *Salix* (табл. 1). Горные черты кожимской локальной флоры проявляются в разнообразии родов *Pedicularis, Saxifraga, Juncus*. В нижнем течении р. Подчерем увеличивается число видов в родах, характерных для равнинной тайги, — *Viola, Galium, Rumex* и др.

Географическая структура обеих локальных флор также различна. Господство в пределах парка лесной растительности определило преобладание бореальной широтной группы видов во флорах Кожима и Подчерема (табл. 2), причем доля ее во втором случае оказалась заметно больше. В бассейне верхнего течения Кожима, охватывающем горно-тундровый и горно-лесной пояса растительности, более половины видов относятся к северным широтным группам — арктической, гипоарктической и арктоальпийской, причем последняя по разнообразию занимает 2-е место после бореальной группы. Для равнинно-предгорной флоры Подчерья доля северных широтных групп составила всего 16 %, приурочены они к выходам скал, заболоченным лесам, бечевникам. Участие в локальных флорах южных широтных групп — неморальной и горно-степной — незначительно, даже на юге парка в общей сложности их не более 6 %, они состоят из реликтов позднеплейстоценового и среднеголоценового периодов (см. выше).

Бóльшая часть видов обеих флор имеет ареалы, охватывающие всю Голарктику или Евразию (табл. 2). Значительные различия на севере и юге резервата наблюдаются в распределении европейской и азиатской (сибирской) долготных групп. В горной флоре Кожима доля сибирских видов значительно больше, чем европейских, в нижнем течении Подчерема имеет место обратное соотношение: разнообразие европейских видов по сравнению с сибирскими увеличивается. Это происходит за счет понижения числа горных видов сибирского происхождения. Количество эндемичных и плюрирегиональных видов невелико.

Интересные флористические находки сделаны в северной части парка А. Н. Лавренко (1994). Впервые для Европы им найдены *Neotorularia humilis* (C. A. Mey) Hedge et J. Leonard., *Carex williamsii* Britt., отмечены редчайшие для Урала *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern., *Carex krausei* Boeck, ранее неизвестные в пределах резервата *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt., *Carex marina* Dew., *Leucorchis albida* (L.) E. Mey., *Eutrema edwardsii* R. Br., *Draba lactea* Adams, *Astragalus norvegicus* Grauer, *Pedicularis amoena* Adams ex Stev. и др. В условиях равнинного и предгорного рельефа нами отмечены следующие редкие растения: *Aconogon ochreatum* subsp. *laxmannii* (Lepech.) Tzvel., *Allium strictum* Schrad., *Elytrigia reflexiaristatum, Dendranthema zawadskii, Chamaenerion latifolium*, (L.) Th. Fries., *Thymus talijevii, Lotus peczoricus, Anemonastrum biarmiense* и др.

Создание природного парка «Югыд-Ва» послужит сохранению ценотипов девственных лесов и уникальной флоры равнинной, предгорной и горной частей Приуралья и Урала, предоставит возможность развития на его территории научных исследований и организованного туризма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Братцев А. П. Климат // Природный парк Коми АССР. Сыктывкар, 1977. С. 22—29.

Гладкова И. Г. Рельеф // Там же. 1977. С. 5—16.

Говорухин В. С. Флора Урала. Свердловск, 1937, 536 с.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск, 1966. 27 с.

Дегтева С. В. Начальные стадии сингенеза растительности на промышленных отвалах Кожимского месторождения (Приполярный Урал) // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. Сыктывкар, 1990. С. 35—45. (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР; № 108).

Дегтева С. В., Мартыненко В. А., Симонов Г. А. Состояние отработанных территорий Кожимского месторождения и особенности их естественного зарастания // Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. Сыктывкар, 1994. С. 91—110.

Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1996. Вып. 6. С. 135—223.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. // Растительность европейской части СССР. Л., 1980.

Красная книга РСФСР. М., 1988. 590 с.

Лавренко А. Н. Флора Малдинского участка р. Кожим // Влияние разработки россыпных месторождений Приполярного Урала на природную среду. Сыктывкар, 1994. С. 41—66.

Лащенкова А. Н. Растительность // Природный парк Коми АССР. Сыктывкар, 1977. С. 45—56.

Мартыненко В. А. Естественное зарастание техногенных участков на Приполярном Урале // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1663—1668.

Мартыненко В. А. Локальные флоры равнинной части юга бассейна р. Печоры // Флора и растительность южной части бассейна р. Печоры. Сыктывкар, 1992. С. 65—75. (Тр. Коми НЦ УрО РАН: № 126).

Мартыненко В. А. Флора северной и средней подзон тайги европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31 с.

Непомилуева Н. И. Редкие фитоценозы Приполярного Урала // Бот. журн. 1978. Т. 65. № 5. С. 744—751.

Непомилуева Н. И. Лиственничные редколесья (*Larix sibirica*) Приполярного Урала // Изучение и охрана растительности Севера. Сыктывкар, 1984. С. 51—68.

Непомилуева Н. И., Лащенкова А. Н., Малафеев А. И. Естественные луга Приполярного Урала // Вопросы северного луговодства. Сыктывкар, 1976. С. 33—46. (Тр. Коми фил. АН СССР; № 28).

Непомилуева Н. И., Лащенкова А. Н. Охрана флоры и растительности природного парка Коми АССР // Растительный мир охраняемых территорий. Рига, 1978. С. 43—45.

Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР. Сыктывкар, 1982. С. 34—130.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 274 с.; 1976. Т. 2. 316 с.; Т. 3. 294 с.; 1977. Т. 4. 312 с.

Флора северо-востока европейской части СССР как ботанико-географическая система. Сыктывкар, 1987. 22 с. (Сер. препринтов «Науч. докл.» / Коми фил. АН СССР; Вып. 166).

Цинзерлинг Ю. Д. Очерк растительности г. Сабли // Урал. Приполярные районы. Л., 1935. С. 75—86.

Юдин Ю. П. Очерк растительности бассейнов рек Щугор и Подчерем (Северный Урал) // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 5. С. 522—526.

Юдин Ю. П. Вертикальная зональность и верхняя граница леса в горах Щугорского Урала // Изв. Коми фил. ВГО. 1951. Т. 1. С. 5—16.

Институт биологии
Коми научного центра УрО РАН
Сыктывкар

Получено 2 VI 1998

SUMMARY

Flora and vegetation of plain foothill and mountain zones of the National nature Park of Komi Republic included into the UNESCO List of World Heritage are characterized.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.526.323.3:582.232 (265.5)

© Р. Н. Белякова

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ *CYANOPHYTA* БЕНТОСА ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ. 2. *CHROOCOCCALES* (*ENTOPHYSALIDACEAE, DERMOCARPELLACEAE, XENOCOCCACEAE, HYDROCOCCACEAE*)

R. N. BELJAKOVA. SINOPSIS OF THE BENTHIC *CYANOPHYTA* FLORA OF THE RUSSIAN FAR-EASTERN SEAS. 2. *CHROOCOCCALES* (*ENTOPHYSALIDACEAE, DERMOCARPELLACEAE, XENOCOCCACEAE, HYDROCOCCACEAE*)

По результатам инвентаризации и критического изучения систематики *Cyanophyta* семейств *Entophysalidaceae, Dermocarpellaceae, Xenococcaceae* и *Hydrococcaceae* российского побережья дальневосточных морей составлен аннотированный список 41 вида. Предложено 6 новых комбинаций и 1 новое название. 15 видов впервые указываются для флоры России, 5 видов — для дальневосточных морей. Впервые приведены сведения о флоре северо-западной части Японского моря (исключая залив Петра Великого), Охотского моря, Курильских и Малых Курильских о-вов.

Ключевые слова: конспект флоры, *Cyanophyta, Chroococcales, Entophysalidaceae, Dermocarpellaceae, Xenococcaceae, Hydrococcaceae*, дальневосточные моря, бентос.

Настоящая статья является второй в серии работ, посвященных результатам инвентаризации и критического изучения систематики флоры синезеленых водорослей российского побережья дальневосточных морей. В ней суммированы сведения о таксономическом разнообразии представителей семейств *Entophysalidaceae, Dermocarpellaceae, Xenococcaceae* и *Hydrococcaceae*, их экологии и распространении в пределах дальневосточной акватории.

Обзор состояния изученности флоры и исследованных материалов изложен в первой статье (Белякова, 2000).

Аннотированный список включает 41 вид. 15 видов (в статье отмечены**) впервые зарегистрированы для флоры России, 5 видов (отмечены*) — для дальневосточных морей. В аннотациях к видам указываются синонимика, отражающая таксономические воззрения автора, на основе оригинальных данных — характеристика местообитаний, встречаемость и обилие, а также распространение в пределах морей.

Объем и классификация семейств даются в соответствии с системой J. Komárek и K. Anagnostidis (1986). Роды в семействах и подсемействах и виды в родах расположены по алфавиту.

CYANOPHYTA

Chroococcales

Entophysalidaceae Geitler

Entophysalidoideae Komárek et Anagnostidis

Chlorogloea microcystoides Geitler, 1925:359, Fig. U; Белякова, 1975:94; Адрианов, Кусакин, 1998:13.

В верхнем этаже верхнего горизонта литорали на уплотненном заиленном песке в закрытой от прибоя бухте, в условиях опреснения. Встречен однажды в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

****C. regularis*** Setchell et Gardner, 1924 : 698, tab. 12, fig. 1.

Эпифит. На *Codium fragile*, в выбросах. Найден однажды в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Entophysalis granulosa Kützing, 1843 : 177, Taf. 18, Fig. 5; Белякова, 1975 : 94, 1978 : 79, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

В верхнем горизонте умеренноприбойной скалистой литорали и в супралиторали: в микротрещинах, на защищенных от прибоя скалистых глыбах. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

****Placoma adriatica*** (Hauck) Umezaki et Watanabe, 1994 : 187. — *Oncobyrsa adriatica* Hauck, 1885 : 515. Fig. 230.

В верхнем горизонте умеренноприбойной литорали в микротрещинах скал. Редкий, встречающийся единичными экземплярами вид.

Японское море: залив Петра Великого.

****P. violacea*** Setchell et Gardner in Gardner, 1918b : 456, tab. 38, fig. 1—3.

Хазмолит. В микротрещинах скал в литоральной и супралиторальной зонах. Встречается очень часто, в заметном количестве. Массового развития достигает только в пределах приливно-отливной зоны.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

По-видимому, распространен гораздо шире: от залива Петра Великого Японского моря до залива Лаврентия Берингова моря.

Chamaesiphonaceae Borzi

Chamaecalyx leibleiniae (Reinsch) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 199. — *Dermocarpa leibleiniae* (Reinsch) Bornet in Bornet, Thuret, 1880 : 73, tab. 25, fig. 3—5; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 14.

Эпифит. На *Gloiopeltis furcata* в супралиторальной ванночке. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

C. swirenkoi (Schirschov) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 199. — *Dermocarpa swirenkoi* Schirschov, Ширшов, 1930 : 195, рис. 2. — *Cyanocystis swirenkoi* (Schirschov) Hällfors et Munsterhjelm, 1982 : 169.

Эпифит. На *Gloiopeltis furcata* в верхнем горизонте слабоприбойной сильно опресненной литорали. Встречен однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Чихачева.

Dermocarpellaceae Ginsburg-Ardré

****Sphaenosiphon fucicola (Saunders) Beljakova comb. nov.*** — *Dermocarpa fucicola* Saunders, 1901 : 397, pl. 46, fig. 4, 5. — *Chamaecalyx fucicola* (Saunders) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 199.

Эпифит. На красных (*Gloiopeltis furcata*), изредка бурых (*Fucus evanescens*) водорослях в верхнем и среднем горизонтах литорали умеренно- и сильноприбойных открытых побережий. Встречается спорадически, чаще в незаметном количестве. Наиболее часто и в массе отмечен в Тауйской губе Охотского моря.

Охотское море: Шантарские о-ва (о-в Большой Шантар), Тауйская губа; Курильские о-ва: о-в Итуруп.

Виды рода *Sphaenosiphon* Reinsch до недавнего времени входили в состав рода *Dermocarpa* P. Crouan et H. Crouan (Bornet, Thuret, 1880; Setchell, Gardner, 1919; Geitler, 1932; Еленкин, 1938; Косинская, 1948; Desikachary, 1959; Starmach, 1966; Кондратьева и др., 1984; Музафаров и др., 1988). Komárek et Anagnostidis (1986) разделили род *Dermocarpa* на 2 рода, различающихся главным образом особенностями размножения, — *Chamaecalyx* Komárek et Anagnostidis и *Cyanocystis* Borzi. Первый характеризуется одиночными гетерополярными клетками, размножающимися посредством бинарного и множественного деления. Первое деление всегда бинарное, перпендикулярное вертикальной оси клетки. Второе деление множественное. Происходит в верхней половине разделившейся материнской клетки сукцессивно или почти симультанно с образованием экзоцитов, после освобождения которых нижняя половина способна расти до размеров материнской клетки и вновь размножаться. Диагностическими признаками второго рода являются преимущественно скученные гетерополярные клетки, нередко образующие псевдобластопаренхиму, размножающиеся посредством множественного деления, охватывающего всю клетку, сукцессивного или симультанного, с образованием наноцитов. Кроме того, ряд видов рода *Dermocarpa* переведены в роды *Dermocarpella* Lemmermann и *Stanieria* Komárek et Anagnostidis (Komárek, Anagnostidis, 1986; Anagnostidis, Pantazidou, 1991). При этом название *Dermocarpa* в соответствии со статьей 69 МБК отвергнуто как сомнительное: гербарные образцы типового вида рода *Dermocarpa violacea* P. Crouan et H. Crouan, по мнению ряда авторов, содержат виды нескольких родов; род *Dermocarpa* понимался разными авторами в разном объеме. Обсуждаемый вид отнесен Komárek и Anagnostidis (1986) к роду *Chamaecalyx*. Однако изучение дальневосточного материала и образцов из эксикат Phycotheca Boreali-Americana (Collins, Holden, Setchell, 1901, N 801; 1905, N 1251) показало, что вид следует классифицировать не в роде *Chamaecalyx*, а в роде *Cyanocystis*. Об этом свидетельствуют скученные гетерополярные клетки, образующие псевдобластопаренхиму, размножающиеся посредством множественного деления, происходящего по всему объему материнской клетки, а не в верхней ее части, как в роде *Chamaecalyx*. Бинарного деления, перпендикулярного вертикальной оси клетки, характерного для рода *Chamaecalyx*, никогда не наблюдали. В аутентичных образцах, собранных A. Saunders у Сиэтла (Вашингтон), и в материале W. Setchell из Калифорнии (Phycotheca Boreali-Americana, N 801 и N 1251 соответственно) сравнительно часто отмечали деформацию протопласта, образующего впячивание в верхней части клетки и утолщение в нижней, что создавало видимость поперечного бинарного деления. Кроме того, нередко клетки имели разную высоту: между высокими колбовидными клетками располагались низкие удлиненно-эллипсоидные клетки, также имитирующие стерильную базальную часть материнской клетки. Как справедливо заметил P. Silva с соавт. (1996), приоритетным названием рода, размножающегося посредством множественного деления всего протопласта клетки, является не *Cyanocystis* (A. Borzi, 1882), а *Sphaenosiphon* (Reinsch, 1875). Поэтому для ряда видов бывшего рода *Dermocarpa*, размножающихся указанным способом, здесь и далее мы используем родовое название *Sphaenosiphon*.

****S. geitleri Beljakova nom. nov.** — *Dermocarpa minima* Geitler, 1932 : 392, Fig. 214 b—e. — *Cyanocystis minima* (Geitler) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 203. — *Sphaenosiphon minimus* (Geitler) P. Silva in Silva et al., 1996 : 18.

Эпифит. На *Lyngbya semiplena* в верхнем горизонте умеренноприбойной литорали. Встречен однажды в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Предложенная Silva новая комбинация *Sphaenosiphon minimus* (Geitler) P. Silva (Silva et al., 1996) является незаконной, так как представляет более поздний омоним названия *S. minimus* Reinsch (Reinsch, 1875 : 16, tab. 25, fig. 5 a—c). Поэтому для вида предложено заменяющее название *S. geitleri*.

**S. marchantae (Setchell et Gardner) Beljakova comb. nov. — *Dermocarpa marchantae* Setchell et Gardner, 1924 : 700, tab. 12, fig. 12.

Эпизооид. На раковинах Chthamalus dalli и Balanus rostratus на границе среднего и нижнего горизонтов умеренноприбойной литорали и в сублиторали на глубине 1.2—2 м. Найдены дважды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого, Татарский пролив.

При реклассификации рода *Dermocarpa* часть его видов, в том числе *Dermocarpa marchantae*, не была подвергнута таксономической ревизии вследствие слабой изученности (Komárek, Anagnostidis, 1986). Для обсуждаемого вида не были ясны особенности размножения, легшие в основу разграничения родов *Chamaecalyx* и *Sphaenosiphon* (=*Cyanocystis*) (как отмечено выше, для рода *Cyanocystis* использовано приоритетное название *Sphaenosiphon*). Исследование материала из Японского моря показало, что вид следует классифицировать в роде *Sphaenosiphon*: для него характерны тесно скученные клетки, образующие псевдобластопаренхиму; размножение происходит посредством множественного деления всего протопласта клетки с образованием наноцитов, по-видимому симультанно.

S. olivaceus Reinsch, 1875 : 17, *Melanophyceae* pl. 26, fig. 2. — *Dermocarpa olivacea* (Reinsch) Tilden, 1910 : 55, tab. 3, fig. 26, 27; Белякова, 1978 : 79. — *Cyanocystis olivacea* (Reinsch) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 203.

Эпизооид. На раковинах Littorina, Balanus, Mercenaria stimpsonii в нижнем горизонте умеренноприбойной литорали и в сублиторали на глубине 1.5 м. Найден дважды в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Олюторский залив.

*S. pacificus (Setchell et Gardner) Beljakova comb. nov. — *Dermocarpa pacifica* Setchell et Gardner in Gardner, 1918a : 439, tab. 37, fig. 22—24. — *Cyanocystis pacifica* (Setchell et Gardner) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 203.

Эпифит. На *Gloiopeltis furcata* в верхнем горизонте умеренноприбойной литорали. Встречен дважды в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

Новая комбинация предложена вследствие приоритета названия рода *Sphaenosiphon* (Reinsch, 1875) над названием *Cyanocystis* (Borzi, 1882).

S. prasinus Reinsch, 1875 : 17, *Melanophyceae* pl. 26, fig. 1. — *Dermocarpa prasina* (Reinsch) Bornet in Bornet, Thuret, 1880 : 73, tab. 26, fig. 6—9; Зинова, 1933 : 14, 1940 : 176; Белякова, 1975 : 95, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13. — *Cyanocystis prasina* (Reinsch) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 203.

Преимущественно эпифит. На зеленых, красных и бурых водорослях, изредка на каменистом грунте и домиках Chthamalus dalli в верхнем, реже среднем горизонтах умеренноприбойной литорали; как исключение, в супралиторали и в сублиторали до глубины 5 м. В Японском и Беринговом морях встречается редко и в незаметном количестве, в Охотском — часто и в массе.

Японское море: заливы Петра Великого и Чихачева; Охотское море: Аянский залив, Тауйская губа; юго-восточное побережье Камчатки: Авачинская губа; Командорские о-ва: о-в Беринга.

**S. proteus (Setchell et Gardner) Beljakova comb. nov. — *Dermocarpa protea* Setchell et Gardner in Gardner, 1918b : 456, tab. 38, fig. 4, 5 — *Cyanocystis protea* (Setchell et Gardner) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 203.

Эпифит. На *Gloiopeltis furcata* в верхнем и среднем горизонтах сильноприбойной литорали открытых побережий. Редкий вид, встречающийся единичными экземплярами.

Охотское море: Шантарские о-ва (о-в Большой Шантар), Тауйская губа; Курильские о-ва: о-в Итуруп.

Новая комбинация предложена вследствие приоритета названия рода *Sphaenosiphon* (Reinsch, 1875) над названием *Cyanocystis* (Borzi, 1882).

S. sphaeroideus (Setchell et Gardner) Beljakova comb. nov. — *Dermocarpa sphaeroidea* Setchell et Gardner in Gardner, 1918a : 440, tab. 36, fig. 7. — *D. sphaerica* auct. non Setchell et Gardner : Белякова, 1988б : 17. — *Cyanocystis sphaeroidea* (Setchell et Gardner) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 203.

Эпифит. На зеленых и синезеленых водорослях в литоральной зоне. Редкий вид, встречающийся большей частью в незаметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

Новая комбинация предложена вследствие приоритета названия рода *Sphaenosiphon* (Reinsch, 1875) над названием *Cyanocystis* (Borzi, 1882).

S. violaceus (P. Crouan et H. Crouan) Beljakova comb. nov. — *Dermocarpa violacea* P. Crouan et H. Crouan, 1858 : 70, fig. 2 a—d; Зинова, 1940 : 176, 1954a : 264, 1954б : 321; Белякова, 1978 : 79. — *Cyanocystis violacea* (P. Crouan et H. Crouan) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 203.

Эпифит. На зеленых водорослях в литоральной зоне открытых прибойных и закрытых неприбойных побережий. Редкий вид, встречающийся преимущественно единичными экземплярами.

Японское море: Татарский пролив (мыс Лазарева); Берингово море: Олюторский залив; Командорские о-ва: о-в Медный.

Вид обнаружен автором статьи только в Олюторском заливе Берингова моря. Остальные находки приведены по литературным данным (Зинова, 1940, 1954а, б). Новая комбинация предложена вследствие приоритета названия рода *Sphaenosiphon* (Reinsch, 1875) над названием *Cyanocystis* (Borzi, 1882).

**Stanieria sphaerica* (Setchell et Gardner) Anagnostidis et Pantazidou, 1991 : 147, fig. 8—10. — *Dermocarpa sphaerica* Setchell et Gardner in Gardner, 1918b : 457, tab. 39, fig. 14. — *Cyanocystis sphaerica* (Setchell et Gardner) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 203.

Эпифит и эпизооид. На *Calothrix scopulorum* в верхнем горизонте защищенной от прибоя литорали и на гидроидах в обрастании экспериментальных пластин на глубине 0—10 м. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

***S. sublitoralis* (Lindstedt) Anagnostidis et Pantazidou, 1991 : 145, fig. 4—7. — *Dermocarpaa sublitoralis* Lindstedt, 1943 : 30, fig. 203.

Эпизооид. На раковинах Balanus rostratus и Crassostrea gigas в обрастании пирсов на глубине от 0.1 до 8 м. Встречается редко в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Xenococcaceae Ercegović

Chroococcidiopsis codiicola Beljakova, Белякова, 1989 : 18, рис. 1; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

Эпифит. На *Codium fragile*. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

***C. thermalis* Geitler, 1933 : 625.

Среди фумарол в сублиторали на глубине 0.2—0.3 м на валунах при температуре воды 25—35 °С. Обнаружен однажды в нескольких экземплярах.

Курильские о-ва: о-в Янкича.

Xenococcus acervatus Setchell et Gardner in Gardner, 1918b : 459, tab. 39, fig. 13; Белякова, 1978 : 79. — *Dermocarpa acervata* (Setchell et Gardner) Phạm-Hoàng-Hộ, 1969 : 18, fig. 1.13.

В обрастании экспериментальных пластин на глубине 0—10 м, изредка как эпифит *Ulothrix* sp. в среднем горизонте умеренноприбойной литорали. Редкий вид, не дающий заметного развития.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Олюторский залив.

В современной литературе род фигурирует под двумя названиями — *Xenococcus* Thuret (общепринятое название) и *Dermocarpa* P. Crouan et H. Crouan (Bourrelly, 1970; Silva et al., 1996, и др.). Путаница в номенклатуре сложилась исторически и объясняется следующими причинами. При первоописании рода *Xenococcus* (Thuret in Bornet, Thuret, 1880) не были четко сформулированы признаки, отличающие его от рода *Dermocarpa*. Считалось, что различия заключаются лишь в отсутствии наноцитов (эндоспор) в роде *Xenococcus*. После обнаружения наноцитов у типового вида рода *Xenococcus* — *X. schousboei* Thuret E. A. L. Batters передал эту информацию E. Bornet (Bornet in Batters, 1890 : 231), который стал утверждать, что род *Xenococcus* должен считаться синонимом рода *Dermocarpa*. Приблизительно в то же время A. Hansgirg (1893 : 234) пришел к аналогичному выводу, основанному на наблюдении наноцитов (эндоспор) у *Xenococcus kerneri* Hansgirg. Последующие исследователи обычно признавали оба рода, применяя название *Dermocarpa* к одноклеточным формам или группам клеток, образующим однослойную псевдобластопаренхиму, размножающимся путем множественного деления протопласта, и *Xenococcus* — к колониальным формам, образующим псевдобластопаренхиму, состоящую из коротких псевдонитей, размножающимся посредством бинарного и множественного делений. При изучении типовых образцов типового вида рода *Dermocarpa* — *D. violacea* P. Crouan et H. Crouan J. Feldmann и G. Feldmann (1953) и P. Bourrelly (1970) пришли к заключению, что этому виду свойственно также бинарное (вегетативное) деление и что он не отличим от *Xenococcus*. В связи с этим Bourrelly (1970) и Silva с соавт. (1996) стали употреблять название *Dermocarpa* для видов рода *Xenococcus*. Изучение дальневосточного материала и рисунков типовых образцов *Dermocarpa violacea* (Crouan, Crouan, 1858 : 70, fig. 2 a—d; Feldmann, Feldmann, 1953 : 507, fig. 1) и *Xenococcus schousboei* (Bornet, Thuret, 1880 : 75, tab. 26, fig. 1, 2) показывает, что первый вид является типичным представителем рода *Sphaenosiphon* (однослойная псевдобластопаренхима), второй, по-видимому, относится к роду *Chroococcopsis* Geitler (плоские клетки). Поэтому мы солидарны с мнением Komárek и Anagnostidis (1986), предложившими исключить название *Dermocarpa* как сомнительное и оставить название *Xenococcus* без изменений в традиционной концепции. В связи с вышеизложенным здесь и далее часть видов рода *Dermocarpa* помещены в синонимы рода *Xenococcus*.

X. cladophorae (Tilden) Setchell et Gardner in Gardner, 1918b : 461, tab. 38, fig. 8; Белякова, 1975 : 94, 1978 : 79, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 14. — *Dermocarpa cladophorae* (Tilden) P. Silva in Silva et al., 1996 : 15.

Эпифит. На зеленых, реже красных и бурых водорослях во всех горизонтах умеренно- и слабоприбойной валунной и скалистой литорали, а также в ваннах сублиторального типа. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Олюторский залив.

**X. elenkinii* Pohribniak, Погрибняк, 1937 : 23, табл. 1, рис. а—е.

На глубине 0—4 м в обрастании экспериментальных пластин и на гидроидах в кутах бухт, в условиях слабого водообмена и пониженной солености воды. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

X. gilkeyae Setchell et Gardner in Gardner, 1918b : 462, tab. 39, fig. 11; Белякова, 1988б : 15. — *Dermocarpella gilkeyae* (Setchell et Gardner) Komárek et Anagnostidis, 1986 : 204.

Эпифит. На зеленых водорослях в верхнем и среднем горизонтах слабоприбойной литорали. Встречен однажды в немногих экземплярах.

Берингово море: Анадырский залив.

X. gilkeyae — редкий вид мировой флоры, известный помимо Берингова моря с Аляски (Ситка) и Японских о-вов (о-в Хонсю) (Gardner, 1918b; Setchell, Gardner, 1919; Umezaki, 1952a, b; Белякова, 1988б; Umezaki, Watanabe, 1994). Сведения о его морфологии ограничиваются первоописанием (Gardner, 1918b). Еще L. Geitler (1932) отмечал, что по ряду признаков (часто отсутствует вегетативное деление; иногда случайно появляется дифференцированность внутри спорангия на стерильные части основания и плодоносящие верхушечные части) вид приближается к роду *Dermocarpa* или представляет отклоняющийся тип, который следовало бы отделить от рода *Xenococcus*. Komárek и Anagnostidis (1986) обсуждаемый вид отнесен к роду *Dermocarpella* Lemmermann (*Dermocarpellaceae*). Однако анализ морфологии вида, выполненный на основе материала из Берингова моря, изучения первоописания вида и рисунка W. Setchell и N. Gardner (Gardner, 1918b: 462, tab. 39, fig. 11), показывает, что признаки *X. gilkeyae* не совпадают с таковыми рода *Dermocarpella*. Последний характеризуется одиночными поляризованными клетками, в которых первое деление происходит всегда в одной или нескольких поперечных плоскостях, далее плоскости деления смещаются и из всего объема клетки образуются наноциты. В исследованном материале присутствуют как одиночные клетки, так и 2—4-клеточные однослойные колонии. В одиночных клетках наблюдается одно поперечное бинарное деление, иногда отмечено также продольное бинарное деление нижней половины клетки. Из верхней половины клетки образуются наноциты. Иными словами, на стадии одиночных клеток как бы реализуются признаки, характерные для колоний: сочетание бинарного и множественного делений. В колониях первые бинарные деления происходят в одной или чаще в 2 взаимно перпендикулярных вертикальных плоскостях; в 1—4 клетках сукцессивно образуются наноциты. Отмеченные признаки характерны для рода *Xenococcus*, имеющего одно-, дву- или многослойные колонии, но на ранних стадиях развития представленного одиночными клетками. Поэтому обсуждаемый вид мы классифицируем в роде *Xenococcus*. Образование наноцитов на стадии одиночных клеток наблюдается и у других видов этого рода: *X. chaetomorphae* Setchell et Gardner, *X. cladophorae* (Tilden) Setchell et Gardner, *X. pyriformis* Setchell et Gardner, а также у близкого рода *Chroococcopsis*.

X. kerneri Hansgirg, 1887: 111, Taf. 1, fig. 19; Белякова, 1978: 79, 1988б: 15. — *Dermocarpa kerneri* (Hansgirg) Hansgirg, 1893: 234.

Эпифит. На зеленых и бурых водорослях (*Acrosiphonia, Pylaiella*) в верхнем, реже среднем горизонтах умеренноприбойной литорали. Редко встречающийся вид, образующий массовые разрастания.

Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы.

***X. laysanensis* Lemmermann, 1905: 618, tab. 8, fig. 11, 12. — *Dermocarpa laysanensis* (Lemmermann) P. Silva in Silva et al., 1996: 16.

На Mytilus edulis в верхнем горизонте литорали. Найден один экземпляр.

Японское море: залив Петра Великого.

***X. pulcher* Hollenberg, 1939: 492, fig. 2.

Эндофит. В оболочках *Ctaetomorpha tortuosa* на глубине от 0 до 2.5 м. Встречен однажды в заметном количестве.

О-в Сахалин (восточное побережье): о-в Приметный.

X. pyriformis Setchell et Gardner in Gardner, 1918b: 463, tab. 39, fig. 12; Зинова, 1954а: 264, 1954б: 320; Tokida, 1954: 226, pl. 2, fig. 5, pl. 5, fig. 1, 2, pl. 9, fig. 9; Белякова, 1975: 94, 1987: 5, 1988б: 16; Адрианов, Кусакин, 1998: 14. — *X. gracilis* auct. non. Lemmermann: Белякова, 1988б: 15. — *Dermocarpa pyriformis* (Setchell et Gardner) Kaas, 1985: 49.

Эпифит. На красных, зеленых и синезеленых водорослях в верхнем, изредка в среднем и нижнем горизонтах умеренноприбойной литорали, а также в супралиторали. Встречается спорадически, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого, Татарский пролив (мыс Лазарева); Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Анадырский залив; о-в Сахалин: мыс Крильон.

***X. schousboei* Thuret in Bornet, Thuret, 1880 : 75, tab. 26, fig. 1, 2. — *Dermocarpa schousboei* (Thuret) Bornet in Batters, 1890 : 231.

Эпифит. На зеленых и синезеленых водорослях и морских травах на глубине 3—4 м в куту бухты, а также в ванне сублиторального типа, в условиях слабого водообмена. Редкий вид, не образующий заметного развития.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

Hydrococcaceae Kützing

Solentioideae Komárek et Anagnostidis

Solentia paulocellularis (Ercegović) Le Campion-Alsumard et Golubić, 1985 : 115, fig. 2 c, d, 3, 6; Белякова, 1988а : 9; Андрианов, Кусакин, 1998 : 13. — *Hormathonema paulocellulare*, Ercegović, 1929 : 165, fig. 1 a—f.

Эндолит. В известковых домиках Chthamalus dalli и обломках раковин моллюсков в ванне верхнего горизонта скалистой умеренноприбойной литорали. Найден однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

Hydrococcoideae Komárek et Anagnostidis

**Hydrococcus rivularis* Kützing, 1833 : 380. — *Oncobyrsa rivularis* (Kützing) Meneghini, 1842 : 96.

Эпифит. На зеленых водорослях в супралиторали полузакрытых умеренноприбойных побережий, в условиях опреснения. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Анадырский залив.

Hyella balani Lehmann, 1903 : 85, Taf. 2, Fig. 1—11; Белякова, 1975 : 94, 1978 : 79, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

Эндолит. В известковых раковинах усоногих ракообразных (Chthamalus, Balanus), моллюсков (Littorina, Crassostrea), полихет (Spirorbis) на литорали и в сублиторали до глубины 8 м, на открытых сильноприбойных и закрытых слабоприбойных побережьях, в чистой воде и в местах канализационных стоков, при нормальной и пониженной солености воды. Обнаружен также в обрастании судов, пирсов, причалов, навигационных буев и экспериментальных пластин. Встречается очень часто, в массе.

Дальневосточные моря: повсеместно, от залива Петра Великого Японского моря до Анадырского залива Берингова моря, в том числе на о-ве Сахалин, Курильских, Малых Курильских и Командорских о-вах.

H. caespitosa Bornet et Flahault, 1888 : 163; Белякова, 1975 : 94, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

Эндолит. В известковых раковинах усоногих ракообразных (Chthamalus, Balanus), моллюсков (Littorina, реже Crassostrea) преимущественно на литорали. Изредка отмечен в обрастании пирсов и судов на глубине от 1 до 8 м. Встречается спорадически, как правило, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Курильские острова: о-в Шикотан.

H. littorinae Setchell et Gardner in Gardner, 1918a : 441, tab. 37, fig. 19, 20; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

Эндолит. В известковых раковинах Littorina в верхнем горизонте литорали. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Анадырский залив.

***H. tenuior* Ercegović, 1932 : 147, tab. 6, fig. 5.

Эндолит. В известковых домиках Chthamalus dalli в ванне верхнего горизонта скалистой прибойной литорали. Найден однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

Вид описан A. Ercegović (1932) не полно, без указания средней длины клеток, размеров наноцитов и места их формирования. В диагнозе отмечены шаровидные клетки, отсутствующие на рисунке автора. Рисунок также не дает дополнительной информации, поскольку изображает обрывки псевдонитей, лишенных базальной части. Имеющиеся скудные литературные сведения о находках этого вида (Le Campion-Alsumard, 1979; Whitton, Potts, 1979; Budd, Perkins, 1980) не вносят ясности в его морфологические признаки. T. Le Campion-Alsumard (1979) и вслед за ней Silva с соавт. (1996) рассматривают его как синоним *H. caespitosa* Bornet et Flahault. Однако изучение морфологии обсуждаемых видов на материале из дальневосточных морей позволяет классифицировать их как самостоятельные. Сходство между видами заключается в образовании вертикальных разветвленных псевдонитей, а также в формировании наноцитов из базальных относительно субстрата материнских клеток. Различия более существенны и свидетельствуют о хиатусе по морфологическим признакам. *H. tenuior* имеет псевдонити 8.4—13.4 мкм шир. и до 102 мкм дл., со студенистыми бесцветными оболочками. Клетки в нижних и средних частях псевдонитей эллипсоидные, грушевидные, иногда неправильно изогнутые, изредка цилиндрические, с расплывающимися индивидуальными оболочками, (4.5)5.3—5.8(6.8) мкм шир. и 8.3—11.7(14) мкм дл., удаленные друг от друга на расстояние 7—8 мкм. Конечные клетки эллипсоидные или чаще полуэллипсоидные, 8.3—10.6 мкм дл. *H. caespitosa* характеризуется псевдонитями 6.0—6.5 мкм шир. и до 420 мкм дл., с крепкими желтыми, редко бесцветными оболочками. Клетки псевдонитей удлиненно цилиндрические с закругленными концами, с нерасплывающимися индивидуальными оболочками, 3.6—5.2 мкм шир. и 12—24 мкм дл., не удаленные, реже удаленные друг от друга на расстояние 2—3 мкм. Конечные клетки 30—37 мкм дл. Кроме того, оба вида различаются географически: первый — тропический, второй — бореально-тропическо-нотальный.

Myxohyella seriata Hollenberg, 1939 : 489, fig. 1; Белякова, 1975 : 95, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

Эндофит. Среди нитей *Kyrtuthrix maculans* в верхнем горизонте умеренноприбойной скалистой литорали в глубине заливов и бухт. Редкий вид, встречающийся в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

M. socialis (Setchell et Gardner) Geitler, 1925 : 247; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

Эндофит. Среди нитей *Kyrtuthrix maculans* в верхнем горизонте умеренноприбойной скалистой литорали. Найден однажды в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

***Pleurocapsa crepidinum* Collins, 1901 : 136.

На зеленых и синезеленых водорослях, балянусах, устрицах, валунах в сублиторали и в ваннах сублиторального типа на глубине до 8 м, изредка в верхнем горизонте

литорали в неприбойных кутовых участках мелководных, хорошо прогреваемых и опресненных бухт. Встречается спорадически, преимущественно в незаметном количестве. Чаще отмечен в заливе Петра Великого.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

P. fuliginosa Hauck, 1885 : 515, Fig. 231; Белякова, 1975 : 94, 1978 : 79, 1988б : 16; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

Эпилит. Преимущественно в верхнем горизонте умеренноприбойной литорали на валунах, глыбах, скалах, изредка гальке. На открытых сильноприбойных побережьях поднимается в супралитораль, нередко развиваясь в ваннах, расщелинах и гротах, на слабоприбойных побережьях заходит в средний горизонт литорали. Обычный, встречающийся в заметном количестве вид Японского и Охотского морей, редкий, не дающий заметного развития вид Берингова моря.

Дальневосточные моря: повсеместно, от залива Петра Великого Японского моря до Анадырского залива Берингова моря, в том числе на о-ве Сахалин (западное побережье), Курильских и Малых Курильских о-вах.

P. minor Hansgirg emend. Geitler, 1925 : 347; Белякова, 1975 : 94, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

В опресненных супралиторальных ванночках, в ваннах сублиторального типа на уровне верхнего горизонта литорали и в устьях рек на валунах. Редкий вид, локально образующий массовые разрастания.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

P. minuta Geitler, 1932 : 355, Fig. 188 c—f; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 13.

Эпилит, в глубине бухт в верхнем горизонте умеренно- и слабоприбойной литорали на скалах и валунах, изредка в супралиторальных ваннах. Редкий вид, обычно встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Автор благодарен профессору P. Silva (США) за консультацию по номенклатуре одного из видов рода *Sphaenosiphon*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-48871 и 99-04-49597) и частичной поддержке Федеральной целевой научно-технической программы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адрианов А. В., Кусакин О. Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток, 1998. 349 с.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли в обрастаниях естественных субстратов залива Восток Японского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток, 1975. С. 95—107.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли литорали бухты Лаврова (Берингово море) // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М., 1978. С. 78—84.

Белякова Р. Н. Морские синезеленые водоросли дальневосточного морского заповедника // Новости сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 3—8.

Белякова Р. Н. Первая находка *Solentia paulocellularis* (Erceg.) Le Campion-Alsumard et Golubić (*Cyanophyta*) в СССР // Новости сист. низш. раст. 1998а. Т. 25. С. 9—12.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли северо-западного побережья Берингова моря // Там же. 1998б. С. 12—27.

Белякова Р. Н. Новые виды *Cyanophyta* из дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. 1989. Т. 26. С. 17—23.

Белякова Р. Н. Конспект флоры *Cyanophyta* бентоса дальневосточных морей России. 1. *Chroococcales* (*Microcystaceae, Chroococcaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 106—118.

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Спец. часть. Вып. 1. М.; Л., 1938. 984 с.

Зинова Е. С. Водоросли Камчатки // Исследования морей СССР. Л., 1933. Вып. 17. С. 7—42.

Зинова Е. С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. комитета. М.; Л., 1940. Т. 5. С. 167—237.

Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1954а. Вып. 9. С. 259—310.

Зинова Е. С. Водоросли Татарского пролива // Там же. 1954б. С. 311—364.

Кондратьева Н. В., Коваленко О. В., Приходькова Л. П. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вып. 1. Ч. 1. Синьозелені водорості — *Cyanophyta*. Київ, 1984. 387 с.

Косинская Е. К. Определитель морских синезеленых водорослей. М.; Л., 1948. 278 с.

Музафаров А. М., Эргашев А. Э., Халилов С. Определитель синезеленых водорослей Средней Азии. II. Ташкент, 1988. С. 406—892.

Погрибняк И. И. О новом виде синезеленой водоросли *Xenococcus Elenkinii* Pohribniak sp. nov. // Бот. матер. Отд. споровых растений. 1937. Т. 4. Вып. 8—9. С. 22—24.

Ширшов П. П. Про дві цікаві водорости з р. Кодими (доплив П. Богу) // Вісник Дніпропетр. гідробіолог. станц. 1930. Т. 1. С. 193—196.

Anagnostidis K., Pantazidou A. Marine and aerophytic *Cyanosarcina, Stanieria* and *Pseudocapsa* (*Chroococcales*) species from Hellas (Greece) // Arch. Hydrobiol. 1991. Suppl. 92 (Algological Studies 64). P. 141—157.

Batters E. A. L. A list of the marine algae of Berwick-on-Tweed // History Berwickshire Naturalist's Club. 1890. Vol. 12. P. 221—392.

Bornet E., Flahault C. Notes sur deux nouveaux genres d'algues perforantes // J. Bot. 1888. T. 2. P. 161—165.

Bornet E., Thuret G. Notes algologiques... Paris, 1876. Fasc. 1. 72 p.; 1880. Fasc. 2. P. 73—196.

Borzi A. Note alla morfologia e biologia delle Alghe Ficocromacee. Fam. IIIa. Rivulariacee // N. Giorn. Bot. Ital. 1882. T. 14. P. 272—315.

Bourrelly P. Les algues d'eau douce. T. 3. Paris, 1970. 512 p.

Budd D. A., Perkins R. D. Bathymetric zonation and paleoecological significance of microborings in Puerto Rican shelf and slope sediments // J. Sed. Petrol. 1980. Vol. 50. N 3. P. 881—903.

Collins F. S. Notes on algae, III // Rhodora. 1901. Vol. 3. N 29. P. 132—137.

Collins F. S., Holden I., Setchell W. A. Phycotheca Boreali-Americana: Algae of North America. Malden, 1901. Fasc. 17; 1905. Fasc. 26.

Crouan P. L., Crouan H. M. Note sur quelques algues marines nouvelles de la rade de Brest // Ann. Sci. Nat. 1858. Ser. 4, Bot. T. 9. P. 69—75.

Desikachary T. V. Cyanophyta. New Delhi, 1959. 686 p.

Ercegović A. Sur quelques nouveaux types des Cyanophycees lithophytes de la côte adriatique // Arch. Protistenk. 1929. Bd 66. S. 164—174.

Ercegović A. Ekološke i sociološke studije o litofitskim cijanoficejama sa jugoslavenske obale jadrana // Rad. Jugosl. Akad. 1932. T. 244. P. 129—220.

Feldmann J., Feldmann G. Observations sur les genres *Dermocarpa* et *Dermocarpella* (*Cyanophyceae*) // Öster. Bot. Zeit. 1953. Bd 100. H. 4—5. S. 505—514.

Gardner N. L. New pacific coast marine algae, II; III // Univ. California Publ. Bot. 1918a. Vol. 6. N 16. P. 429—454; 1918b. Vol. 6. N 17. P. 455—486.

Geitler L. Über neue oder wenig bekannte interessante Cyanophyceen aus der Gruppe der *Chamaesiphoneae* // Arch. Protistenk. 1925. Bd 51. H 2. S. 321—360.

Geitler L. Cyanophyceae // Rabenhorst L. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Bd 14. Leipzig, 1932. 1196 s.

Geitler L. Diagnosen neuer Blaualgen von den Sunda-Inseln // Arch. Hydrobiol. 1933. Suppl. 12. H. 3. S. 622—634.

Hällfors G., Munsterhjelm R. Some epiphytic *Chamaesiphonales* from fresh and brackish waters in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1982. Vol. 19. N 3. P. 147—176.

Hansgirg A. Physiologische und algologische Studien. Prag, 1887. 187 s.

Hansgirg A. Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag, 1893. 286 s.

Hauck F. Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs // Rabenhorst L. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Bd 2. Leipzig, 1885. 575 s.

Hollenberg G. J. Some new *Myxophyceae* from Southern California // Bull. Torr. Bot. Club. 1939. Vol. 66. N 7. P. 489—494.

Kaas H. Algal studies of the Danish Wadden Sea. 3. Blue-green algae in tidal flat sediments (sand flats and lower salt marsh) at Rejsby; taxonomy and ecology // Opera Bot. 1985. N 79. P. 38—61.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2 — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. 73. H. 2 (Algological Studies 43). P. 157—226.

Kützing F. T. Beitrag zur Kenntniss über die Entstehung und Metamorphose der niederen vegetabilischen Organismen, nebst einer systematischen Zusammenstellung der hieher gehörigen niederen Algenformen // Linnaea. 1833. Bd 8. S. 335—384.

Kützing F. T. Phycologia generalis. Leipzig, 1843. 458 s.

Le Campion-Alsumard T. Les cyanophycées endolithes marines. — Systematique, ultrastructure, ecologie et biodestruction // Oceanologica Acta. 1979. Vol. 2. P. 143—156.

Le Campion-Alsumard T., Golubić S. Ecological and taxonomic relationships between euendolithic cyanophytes *Hormathonema* and *Solentia* // Arch. Hydrobiol. 1985. Suppl. 71. H. 1-2. (Algological Studies 38—39). P. 115—118.

Lehmann E. Ueber *Hyella Balani* nov. sp. // Nyt Mag. Naturv. 1903. Bd 41. H. 1. S. 77—87.

Lemmermann E. Die Algenflora der Sandwich — Inseln. Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific. H. Schauinsland 1896/97 // Bot. Jahrb. Systemat. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1905. Bd 34. S. 607—663.

Lindstedt A. Die Flora der marinen Cyanophyceen der schwedischen Westküste. Lund, 1943. 121 S.

Meneghini G. Monographia Nostochinearum italicarum addito specimine de Rivulariis // Mem. Reale Accad. Sci. Torino. 1842. Ser. 2. T. 5. P. 1—143.

Phạm-Hoàng-Hộ. Marine algae of South Vietnam. Saigon, 1969. 558 p.

Reinsch P. F. Contributiones ad algologiam et fungologiam. Vol. 1. Lipsiae, 1875. 103 p.

Saunders A. Papers from the Harriman Alaska expedition. 25. The algae // Proc. Washington Acad. Sci. 1901. Vol. 3. P. 391—486.

Setchell W. A., Gardner N. L. The marine algae of the Pacific coast of North America. P. I. *Myxophyceae* // Univ. California Publ. Bot. 1919. Vol. 8. N 1. P. 1—138.

Setchell W. A., Gardner N. L. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The marine algae // Proc. California Acad. Sci. 1924. Ser. 4. Vol. 12. N 29. P. 695—949.

Silva P. C., Basson Ph. W., Moe R. L. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian ocean. Berkeley; Los Angeles; London, 1996. 1259 p.

Starmach K. Cyanophyta — sinice, *Glaucophyta* — glaukofity // Flora slodkowodna Polski. T. 2. Warszawa, 1966. 806 s.

Tilden J. E. Minnesota algae. Vol. 1: The *Myxophyceae* of the North America and adjacent regions including Central America, Greenland, Bermuda, the West Indies and Hawaii. Minneapolis, 1910. 328 p.

Tokida J. The marine algae of Southern Saghalin // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1954. Vol. 2. N 1. P. 1—264.

Umezaki I. Some marine *Cyanophyceae* from the Shirahama coast of Wakayama Prefecture // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1952a. Vol. 2. P. 235—248.

Umezaki I. Marine *Cyanophyceae* from Japan. 5 // J. Jap. Bot. 1952b. Vol. 27. P. 219—222.

Umezaki I., Watanabe M. Enumeration of the *Cyanophyta* (blue-green algae) of Japan 1. *Chroococcales* and *Oscillatoriales* // Jap. J. Phycol. 1994. Vol. 42. N 2. P. 175—219.

Whitton B. A., Potts M. Blue-green algae (Cyanobacteria) of the oceanic coast of Aldabra // Atoll Res. Bull. 1979. N 238. 8 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: rbelyak@NP1298.spb.edu

Получено 11 V 1999

SUMMARY

The results of a critical review of the species composition *Entophysalidaceae, Dermocarpellaceae, Xenococcaceae* and *Hydrococcaceae* (*Cyanophyta*) of the Russian Far-Eastern seacoasts are presented. 41 species are listed. Six new combinations and one new name are proposed. The data on the flora of the North-Western part of the Sea of Japan (the Peter the Great Bay excepted), Okhotsk Sea, Kuril Islands and Little Kuril Isles are reported for the first time. Data on ecology, occurrence, frequency and distribution are given for each species in the area. In addition synonymy, systematic position and nomenclature notes are recorded for some species.

УДК 582.669.2

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 11

© Н. Н. Цвелёв

РОД *GASTROLYCHNIS* (*CARYOPHYLLACEAE*) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

N. N. TZVELEV. ON THE GENUS *GASTROLYCHNIS* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN EUROPEAN RUSSIA

В результате критической обработки гербарных материалов по роду *Gastrolychnis* (*Caryophyllaceae*) в Европейской России установлено присутствие 5 видов: *G. affinis, G. pauciflora, G. furcata* (подсекция *Pauciflorae*) и *G. uniflora, G. apetala* (подсекция *Gastrolychnis*). Подсекция *Pauciflorae* установлена впервые.

Ключевые слова: *Gastrolychnis*, систематика, Европейская Россия.

Ранее я уже отмечал большие трудности при определении объема многих родов сосудистых растений (Цвелев, 1999). Одним из них является род *Silene* L., который одними авторами принимается в очень широком объеме, другими делится на ряд самостоятельных родов меньшего объема. Как и во многих других группах (например, в трибе *Triticeae* семейства злаков или в трибе *Anthemideae* семейства сложноцветных), объединение многих родов в один крупный род ведет ко все более широкому пониманию последнего рода вплоть до объединения в один род всех родов изучаемой трибы. Поэтому в случае *Silene* s. l., как и в других случаях, я считаю роды меньшего объема более естественными и более удобными для пользования, чем «громоздкие», по выражению С. А. Невского (1941 : 84—85), роды в понимании других авторов.

Одну из вполне естественных групп видов, выделяемых из рода *Silene* s. l., представляет небольшой арктогольцовый род *Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb., наиболее близкий к роду *Melandrium* Roehl., но вряд ли являющийся его непосредственным дериватом. В отличие от *Melandrium* виды этого рода имеют обоеполые цветки с более-менее редуцированными лепестками и оригинальные семена, которые, вероятно, послужили основанием для признания этого рода В. И. Кожанчиковым и А. И. Толмачевым (1971) в «Арктической флоре СССР». В последнее время он был принят и авторами его обработок во «Флоре Сибири» (Ковтонюк, 1993) и «Сосудистых растениях советского Дальнего Востока» (Безделева, 1996).

Результаты проведенной мною обработки рода *Gastrolychnis* (я предлагаю для него русское название «дремовидка») для «Флоры Восточной Европы» оказались существенно отличающимися от предшествовавших обработок (Bocquet, 1967; Кожанчиков, Толмачев, 1971; Chater et al., 1993; Ковтонюк, 1993; Безделева, 1996, и др.). В частности, я восстанавливаю 2 забытых, но описанных еще в 1815 г. Ледебуром вида, типы которых имеются в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

5 европейских видов *Gastrolychnis* могут быть разделены на 2 подсекции, из которых вторая — типовая (лектотипом рода следует считать *G. apetala*) более высокоарктическая и более высоко специализированная. Из 3 видов первой подсекции *Pauciflorae G. furcata* наиболее продвинут, приближаясь к видам второй подсекции, а *G. pauciflora* занимает промежуточное положение между более западным *G. affinis* и более восточным *G. furcata*, вероятно имея гибридное происхождение.

Ниже приводятся ключ для определения европейских видов, их краткий обзор и синонимика, без чего принимаемый для них объем был бы не вполне ясным. Принимавшийся многими авторами ранг подвидов также увеличивает число синонимов видов.

Gastrolychnis (Fenzl) Reichenb. 1841, Deutsche Bot. Herbarienb. (Nomencl.) : 206. — *Lychnis* sect. *Gastrolychnis* Fenzl, 1840, in Endl. Gen. Pl. : 974. — Lectotypus: *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhan. (Tzvelev, h. l.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Цветки одиночные, поникшие (но при плодах прямостоячие!). Чашечки 13—17 мм дл., при плодах сильно вздутые, почти целиком перепончатые, с очень тонкими жилками. Лепестки фиолетовые, розоватые или розовато-белые, менее чем на 2.5 мм выступающие или не выступающие из чашечки .... 2.
+ Цветки в числе 1—3(4) и во время цветения более-менее прямостоячие. Чашечки 7—15 мм дл., менее вздутые и менее перепончатые. Лепестки беловатые или розовато-белые, более чем на 2.5 мм длиннее чашечки .... 3.
2. Лепестки на 1.5—2.5 мм выступают из чашечки .... 4. *G. uniflora*.
+ Лепестки не выступают из чашечки .... 5. *G. apetala*.
3. Чашечки 8—13 мм дл., после цветения узкоколокольчатые, в 1.5, реже почти в 1.5 раза длиннее своей ширины, едва вздутые .... 1. *G. affinis*.
+ Чашечки после цветения ширококолокольчатые, менее чем в 1.5 раза длиннее своей ширины, заметно вздутые .... 4.
4. Чашечки обычно 7—11 мм дл. .... 2. *G. pauciflora*
+ Чашечки обычно 12—15 мм дл. .... 3. *G. furcata*.

Подсекция 1. Pauciflora Tzvel. subsect. nov. — Flores in numero 1—3(4), erecti, petalis sat magnis. — Typus: *G. pauciflora* (Ledeb.) Tzvel. — Цветки в числе 1—3(4), прямостоячие, с довольно крупными лепестками. — Тип: *G. pauciflora* (Ledeb.) Tzvel.

1. *G. affinis* (Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan. 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 111, quoad nom. — *Lychnis affinis* Vahl ex Fries, 1842, Novit. Fl. Suec. Mant. 3 : 36. — *Melandrium affine* (Vahl ex Fries) Vahl, 1843, Fl. Dan. 40 : 5; Толм. 1936, Фл. СССР, 6 : 719, p. p. — *Gastrolychnis vahlii* Rupr. 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 2 : 24. — *Melandrium affine* subsp. *tenellum* Tolm. 1932, Тр. Бот. муз. АН СССР, 24 : 258. — *M. tenellum* (Tolm.) Tolm. 1936, Фл. СССР, 6 : 721. — *Silene furcata* Raf. subsp. *angustiflora* (Rupr.) Walters, 1964, Feddes Repert. 69 : 46, p. p.; Chater et al., 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 201, p. p. — *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan. 1971, l. c. : 110. — *G. involucrata* (Cham. et Schlecht.) Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) A. et D. Löve, 1976, Bot. Not. (Lund) 128, 4 : 510. — *G. tenella* (Tolm.) Kuvajev, 1981, Бот. журн. 66, 7 : 949. — *G. angustiflora* auct. non Rupr. : Толм. и Кожан. 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 109, p. p.; Раменская и Андреева, 1982, Опред. высш. раст. Мурм. обл. и Карел. : 208.

Распространен во многих районах европейской Арктики, исключая Новую Землю и Вайгач, но включая Северную Карелию. За пределами Европейской России встречается на севере Фенноскандии, откуда (пров. Финмаркен) был описан, и на севере Западной Сибири, доходя на востоке до низовий Енисея. Вероятный изотип этого вида — «Herb. Fisch. *Lychnis affinis* Vahl ined. Alteu, Finmark. 1838» — имеется в Гербарии БИН (LE). Синонимами этого вида мы считаем *G. vahlii* (лектотип: «Terra parva Samojed. Sinus Indegae, 19—20 VII, Ruprecht» — LE, с 2 изотипами — Tzvelev, h. l.) и *G. tenella* (тип: «Низовья Енисея, 69° 39′ с. ш., Усть-Енисейский порт, сухой береговой яр, 4 VIII 1926, N 213, A. Толмачев» — LE). В «Арктической флоре СССР» под названием «*G. affinis*» описан преимущественно *G. furcata*.

2. G. pauciflora (Ledeb.) Tzvel. comb. nov. — *Lychnis pauciflora* Ledeb. 1815, Mém. Acad. Sci. Petersb. 5 : 537. — *L. apetala* L. var *involucrata* Cham. et Schlecht. 1826, Linnaea, 1 : 43. — *Gastrolychnis involucrata* (Cham. et Schlecht.) Rupr. 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 2 : 24; Ковтонюк, 1993, Фл. Сиб. 6 : 78, p. p.; Бездел. 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 117, p. p. — *G. angustiflora* Rupr. 1845, l. c. : 24; Толм. и Кожан. 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 109, p. p. — *Melandrium taimyrense* Tolm. 1932, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 24 : 264. — *Silene furcata* Raf. subsp. *angustiflora* (Rupr.) Walters, 1964, Feddes Repert. 69 : 46; Chater et al., 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 201, p. p. — *S. involucrata* (Cham. et Schlecht.) Bocquet, 1967, Candollea, 22, 1 : 22. — *Melandrium affine* auct. non (Vahl ex Fries) Vahl : Толм. 1936, Фл. СССР, 6 : 719, p. p.

Этот вид занимает промежуточное положение между *G. affinis* и *G. furcata* и нечетко от них отграничен, вероятно имея гибридное происхождение, причем *G. affinis* продвигался на восток из Европы, а *G. furcata* — на запад из Восточной Азии. Соответственно ареал *G. pauciflora* во многом совпадает с ареалами предполагаемых родительских видов : в Европейской России — Колгуев, восток Большезе-

мельской тундры, Югорский п-ов, а в Азии — север Сибири и Дальнего Востока. Присутствие этого вида в Америке нуждается в подтверждении. При первоописании *G. pauciflora* указано Забайкалье («In Sibiria transbaicalensi lecti»), однако его тип: «Herb. Ledebour, am Tilesius. Petrop. 13» (LE), вероятно, был собран в Якутии Тилезиусом. С этим типом вполне сходен и хранящийся в Гербарии БИН (LE) изотип *G. involucrata*, описанного с Камчатки по сборам Редовского: «*Silene apetala involucrata* n. (Cham. et Sch. 1826!). Red. Kamt. Hb. Cham.». Тип этого таксона был в Берлине (B), но, по-видимому, утрачен (Bocquet, 1967). Синонимом *G. pauciflora* мы считаем и *G. angustiflora*, описанный с Колгуева: «Insula Kolguew interior, 6 Julio. Ruprecht» (LE), хотя на Колгуеве преобладает европейский *G. affinis*.

3. *G furcata* (Raf.) Hult. 1944, Fl. Alaska, Yukon, 4 : 702. — *Silene furcata* Raf. 1840, Autikon Bot. 1 : 28; Chater et al., 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 201, p. p. — *Gastrolychnis affinis* (Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan. 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 111, quoad pl., p. max. p. — *G. involucrata* auct. non (Cham. et Schlecht.) Rupr. : Ковтонюк, 1993, Фл. Сиб. 6 : 78, p. p.; Бездел. 1995, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 117, p. p.

Наиболее высокоарктический вид подсекции, распространенный на крайнем северо-востоке Европейской России: Новой Земле, Вайгаче и Югорском п-ове. Восточнее довольно широко распространен на севере Сибири и Дальнего Востока, а затем на севере Северной Америки, включая Гренландию, и на Шпицбергене. К этому виду, описанному с побережья Гудзонова залива и из Лабрадора, принадлежат многие экземпляры, отнесенные Ковтонюк (1993) и Безделевой (1996) к *G. involucrata*, хотя изотип этого последнего таксона, как мы отмечали выше, принадлежит к *G. pauciflora*. Типовых образцов *G. furcata* мы не видели, но, судя по североамериканскому материалу, они были относительно низкорослыми с крупными одиночными цветками. Толмачев и Кожанчиков (1971), вероятно, по ошибке привели *G. furcata* под названием «*G. affinis*», хотя этот последний таксон описан из Норвегии.

Подсекция 2. *Gastrolychnis*. — Flores solitarii, sub anthesi nutantes, petalis brevissimis. — Typus: *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhan.

4. G. uniflora (Ledeb.) Tzvel. comb. nov. — *Lychnis uniflora* Ledeb. 1815, Mém. Acad. Sci. Petersb. 5 : 536. — *Melandrium apetalum* (L.) Fenzl, 1842, in Ledeb. Fl. Ross. 1 : 326, quoad pl.; Толм. 1936, Фл. СССР, 6 : 716, quoad pl. — *Gastrolychnis uralensis* Rupr. 1850, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 7 : 30. — *Wahlbergella apetala* (L.) Th. Fries var. *arctica* Th. Fries, 1869, Oefvers. Vet.-Akad. Förhandl. 1869 : 133. — *Silene uralensis* (Rupr.) Bocquet, 1967, Candollea, 22 : 26; Chater et al., 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 201. — *S. uralensis* subsp. *arctica* (Th. Fries) Bocquet, 1967, l. c. : 27. — *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhan. 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 113, p. max. p.; Ковтонюк, 1993, Фл. Сиб. 6 : 76, quoad pl.; Бездел. 1996, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 8 : 119, quoad pl. — *G. apetala* subsp. *arctica* (Th. Fries) A. et D. Löve, 1976, Bot. Not. (Lund) 128, 4 : 510. — *G. apetala* subsp. *uralensis* (Rupr.) A. et D. Löve, 1976, l. c. : 510.

Широко распространен в европейской Арктике (Малоземельская и Большеземельская тундры, Новая Земля, Вайгач, Югорский п-ов, Полярный Урал), а также на наиболее высоких вершинах Северного и Среднего Урала, затем в Сибири и на Дальнем Востоке, в высокогорьях Азии, в Северной Америке и на Шпицбергене, откуда этот вид был описан под названием «var. *arctica*». Тип *G. uniflora*: «Herb. Ledeb. In Sibirica transbaicalensi, lect. am. Tilesius» (LE) не отличается от уральского материала, по которому («In northern Ural, western slopes, 67° 30′ N, 23 VII 1848») был описан *G. uralensis*, хотя тип последнего таксона представлен лишь сделанным с него рисунком.

5. *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhan. 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 113, p. min. p.; Раменская и Андреева, 1982, Опред. высш. раст. Мурм. обл. и Карел.: 206. — *Lychnis apetala* L. 1753, Sp. Pl. : 437, non *Silene apetala* Willd. — *Melandrium apetalum* (L.) Fenzl, 1842, in Ledeb. Fl. Ross. 1 : 326, quoad nom. — *Silene wahlbergella* Chowdhuri, 1957, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22 : 237. — *S. uralensis* (Rupr.) Bocquet, 1967, Candollea, 22 : 26; Chater et al., 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 201.

Описан из Лапландии и Сибири («in Alpibus Lapponicis, Sibiricis»), но в качестве лектотипа несомненно следует избрать материал из Лапландии. В Россию заходит только на п-ов Рыбачий, хотя указывался также для окрестностей Мурманска. Ареал этого наиболее продвинутого в эволюционном отношении вида рода ограничивается северной Фенноскандией, а его происхождение явно связано с плейстоценовыми оледенениями.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-15-97913).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Подсем. *Caryophylloideae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 94—125.

Ковтонюк Н. К. Род *Gastrolychnis* // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 75—80.

Кожанчиков В. И., Толмачев А. И. Род *Gastrolychnis* // Арктическая флора СССР. Л., 1971. Т. 6. С. 108—116.

Невский С. А. Материалы к познанию дикорастущих ячменей в связи с вопросом происхождения *Hordeum vulgare* L. и *H. distichon* L. // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1941. Т. 5. С. 64—255.

Цвелев Н. Н. Об объеме и номенклатуре некоторых родов сосудистых растений Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 109—118.

Bocquet G. Physolychnidium olim Gastrolychnidium nomenclature fundamentum includens combinationes taxaque nova nonnula Silenes generis // Candollea. 1967. T. 22. N 1. P. 1—38.

Chater A. O., Walters S. M., Akeroyd J. R., Wrigley F. Genus *Silene* // Flora Europaea. 2 nd ed. Cambridge, 1993. Vol. 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 XII 1999

SUMMARY

As a result of critical treatment of the herbarium material, occurrence of five species of the genus *Gastrolychnis* (*Caryophyllaceae*) in European Russia is established. These are: *G. affinis* (Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhan., *G. pauciflora* (Ledeb.) Tzvel., *G. furcata* (Raf.) Hult. from subsect. *Pauciflora* Tzvel., *G. uniflora* (Ledeb.) Tzvel., *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhan. from subsect. *Gastrolychnis*.

УДК 582.998

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 11

© Б. А. Султанова

НОВЫЙ ВИД РОДА *CARDUUS* (*ASTERACEAE*) ИЗ КИРГИЗИИ

B. A. SULTANOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CARDUUS* (*ASTERACEAE*) FROM KIRGHIZ REPUBLIC

Описан новый вид рода *Carduus*.

Ключевые слова: *Asteraceae*, *Carduus*, новый вид.

В результате обработки коллекций по семейству сложноцветных (*Asteraceae*), хранящихся в гербарии Биолого-почвенного института НАН Киргизии (FRU), был выявлен новый для науки вид рода *Carduus* из Киргизии.

Carduus kirghisicus B. Sultanova sp. nov.

Planta biennis (?) ad 75 cm alt. Caulis erectus, sulcatus, a medio ramosus: in parte interiore pilis multicellularibus sparsis tectus, superiore plus minusve arachnoideus, alatus. Alae caulis medio latae in lobos late-triangulares, 2—5-dentatae, margine spinosae, incisae, superiores angustae vel nullae. Folia caulina inferiora et media 5—15 cm lg., ad 2 cm lt., deccurentia, utrinque pilis multicellularibus longis tecta, pinnatilobata, lobis late-triangularibus, margine spinosis. Folia caulina suprema deminuta, integra. Pedunculi 2—4 cm lg., albotomentosi. Calathidia 2—3 cm lg., 2—4 cm lt., primo urceolata, dein globosa. Involucri phylla subglabra, anguste-triangularia vel lanceolata, post anthesin reflexa; exteriora et media 0.5—1.5 cm lg., margine spinoso-dentata, apice in spinulam sensim abeuntia, albida vel virescentia; intima 1.5—2 cm lg., lanceolata, integra, apice scariosa, albida vel purpurascentia. Corolla 1.8—2 cm lg., purpurea vel rosea, in lacinias 3 mm lg. aequisecta. Achaenia 3—4 mm lg. Pappus 1—1.5 cm lg., albidus.

Typus: Kirghisia «prov. Tian-schan, distr. Dzhumgal, lacus Ak-Kyl, 19 VIII 1960, Sudnicina» (LE).

Affinitas. A specie C. colorato Tamamsch. involucri phyllis spinuloso-dentata differt.

Растение двулетнее (?), до 75 см выс. Стебель прямостоячий, бороздчатый, от середины ветвящийся, в нижней части покрыт редкими многоклеточными волосками, в верхней части более или менее паутинистый, крылатый. Крылья в средней части стебля широкие, рассечены на широкотреугольные 2—5 зубчатые по краям колючие доли, в верхней части узкие или отсутствуют. Нижние и средние стеблевые листья 5—15 см дл., до 2 см шир., низбегающие, с обоих сторон покрыты многоклеточными волосками, перистолопастные. Лопасти широкотреугольные, по краю колючие. Верхние листья уменьшенные, цельные. Цветоносы 2—4 см дл., беловойлочные. Корзинки 2—3 см дл., 2—4 см шир., вначале кувшиновидные, после шарообразные. Листочки обертки почти голые, узкотреугольные или ланцетные, после цветения отогнутые; наружные и средние 0.5—1.5 см дл., по краю колючезубчатые, на верхушке постепенно переходящие в колючку, беловатые или зеленоватые; внутренние 1.5—2 см дл., ланцетные, цельные, в верхней части жесткопленчатые, беловатые или пурпурные. Венчик 1.8—2 см дл., пурпурный или розовый, рассечен на равные лопасти 3 мм дл. Семянки 3—4 мм дл. Паппус 1—1.5 см дл., белый.

Тип: Киргизия, «Тянь-Шаньск. обл., Джумгальск. р-н, оз. Ак-Куль, 19 VIII 1960, Судницына» (LE).

Родство. От *C. coloratus* Tamamsch. отличается колючезубчатыми листочками обертки.

Биолого-почвенный институт
НАН Киргизии
Бишкек

Получено 11 II 1999

SUMMARY

A new species *Carduus kirghizicus* B. Sultanova relative to *C. coloratus* is described.

УДК 582.998 (476)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 11

© Вал. Н. Тихомиров

РОД *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) ВО ФЛОРЕ БЕЛАРУСИ

VAL. N. TICHOMIROV. THE GENUS *PILOSELLA* (*ASTERACEAE*) IN THE FLORA OF BELARUS

Дан обзор белорусских видов рода *Pilosella*, приводится краткий ключ для их определения. В результате пересмотра видового состава рода признаны 33 таксона. Даны 2 новые комбинации в роде *Pilosella*.

Ключевые слова: Беларусь, *Pilosella*, *Asteraceae*, флора, систематика, номенклатура.

Род *Pilosella* Hill — сложный в систематическом отношении род сем. *Asteraceae*, в пределах которого различными авторами выделяется от полутора сотен (Sell, West, 1976) до нескольких тысяч (Шляков, 1989) «основных» и гибридных видов. При этом у различных авторов разная трактовка понятия «вид» в этой систематической группе. Это либо небольшое количество «больших» видов, которые включают, так же как и их гибриды, большое число подвидов, разновидностей и форм (Naegeli, Peter, 1885; Zahn, 1923 и др.), либо огромное количество так называемых «микровидов», которые различаются между собой лишь количественными признаками и зачастую не имеют четко очерченного ареала (Norrlin, 1906; Юксип, 1960; Шляков, 1989, и др.). И в том и в другом случае выделение конечных таксонов основано большей частью на мелких морфологических различиях без учета степени варьирования этих признаков и без учета биологических особенностей рода в целом.

Между тем по кариологии и цитоэмбриологии рода выполнено значительное количество работ, в результате которых был выявлен ряд биологических особенностей процессов видообразования внутри данного рода. Во-первых, среди видов ястребиночек были обнаружены как ди- и тетраплоидные амфимикты, так и апомикты различных уровней плоидности. Во-вторых, было обнаружено полное отсутствие докопулятивных преград при межвидовой гибридизации у ястребиночек, в том числе гибридизации между несколькими видами и сериям возвратных скрещиваний. В-третьих, было экспериментально доказано, что переход к апомиктическому способу размножения происходит вследствие несбалансированности генома, возникающей при гибридизации между видами (или различными цитотипами одного вида, что обнаружено лишь у *Pilosella officinarum* F. Schultz et Sch. Bip.).

Все вышесказанное, на наш взгляд, дает следующую картину процессов видообразования внутри этого рода. Небольшое количество анцестральных видов-амфимиктов, изначально обособленных лишь географически и экологически, при совместном произрастании гибридизируют и дают начало группе гибридных форм, размножающихся апомиктически. Данные гибриды в силу своей большей экологической пластичности весьма обильны и зачастую встречаются вне границ ареалов родительских видов. Морфологически гибриды также чрезвычайно полиморфны и из-за возвратных скрещиваний представляют морфологическую клину от одного родительского вида к другому. При этом гибридами мы считаем и большую часть подвидов так называемых «крупных» видов в смысле P. Naegeli u. G. A. Peter и K. H. Zahn или же «микровидов» в смысле А. Я. Юксипа, Р. Н. Шлякова и др. Хотя в ряде случаев (особенно на северной границе ареала) данные гибриды имеют тенденцию распадаться на ряд морфотипов, мы не считаем целесообразным на сегодняшний день придавать данным морфотипам какой-либо таксономический ранг. Дело в том, что они всегда связаны переходными формами, такие комбинации могут исчезать и вновь появляться в различных частях ареалов родительских видов. Кроме того, согласно ст. H 4 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (МКБН) между двумя видами может быть описан только один гибрид.

В предшествующих обработках для флоры Беларуси различными авторами указывалось различное количество таксонов ястребиночек. Так, во «Флоре БССР» Н. В. Козловская (1959) приводит 26 таксонов, а в «Определителе растений Белоруссии» (1967) — уже 40 таксонов. А. Я. Юксип (1960) во «Флоре СССР» для

Верхне-Днепровского флористического района, куда входит территория Беларуси, указывает 30 таксонов. Р. Н. Шляков (1989) во «Флоре европейской части СССР» для Верхне-Днепровского флористического района указывает уже 42 таксона ястребиночек. Всего же для территории Беларуси приводится более 90 таксонов. Критический анализ доступного материала из Беларуси (LE, LW, LWS, MSK, MSKU, гербарии Витебского и Гомельского университетов), а также личных сборов автора показал, что на территории страны встречается 33 таксона данного рода (9 видов и 24 гибрида). Гербарный материал подтверждает указания о произрастании в Беларуси 7 видов и 17 гибридов, а 2 вида и 7 гибридов приводятся нами впервые.

Pilosella Hill

1756, Brit. Herb.: 441. — *Hieracium* subgen. *Pilosella* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl.: 50. — *Hieracium* sect. *Piloselloidea* WD. J. Koch, 1844, Syn. Fl. Germ., ed. 2, 2: 509

КЛЮЧ ВИДОВ РОДА *PILOSELLA*

1. Стебель с одиночной верхушечной корзинкой ..... 2.
+ Корзинок несколько, они собраны в разнообразные сложные соцветия ..... 4.
2. Листья с нижней стороны с плотным войлоком из звездчатых волосков ..... 3.
+ Листья с нижней стороны рассеянно или клочковато опушены звездчатыми волосками. Листья на стелющихся побегах постепенно увеличиваются к их верхушкам ..... 8. *P.* × *schultesii*.
3. Стелющиеся надземные побеги короткие, толстоватые, со скученными, крупными (примерно равными по величине прикорневым), почти одинаковыми листьями. Листочки оберток широкие (1.5—2 мм шир.) ..... 1. *P. laticeps*.
+ Стелющиеся надземные побеги длинные, с расставленными, мелкими (гораздо меньше прикорневых), уменьшающимися к верхушке побега листьями. Листочки оберток узкие (0.7—1.2 мм шир.) ..... 2. *P. officinarum*.
4. Язычки всех цветков пурпуровые или наружных — пурпуровые, а внутренних — оранжево-красные ..... 5.
+ Язычки всех цветков желтые, лишь у наружных цветков на внешней стороне язычков иногда имеются красные полосы и(или) окрашенные в красный цвет зубцы на верхушке венчика ..... 6.
5. Корзинки в вильчатом соцветии, в количестве 2—5(7), язычки цветков оранжево-красные. Растение 7—15 см выс. ..... 26. *P.* × *stoloniflora*.
+ Корзинки в метельчатом или щитковидном соцветии, более многочисленные, язычки цветков пурпурные. Растение 20—45 см выс. ..... 25. *P. aurantiaca*.
6. Листочки оберток, стебель и листья опушены лишь звездчатыми и рассеянными светлыми железистыми волосками, без простых волосков. Растение без розетки прикорневых листьев; стеблевых листьев 10—12 ..... 33. *P. verruculata*.
+ В опушении растения присутствуют простые волоски или растение голое; листья без железистых волосков или с мелкими единичными железками по краю листовой пластинки ..... 7.
7. Растение с многочисленными (не менее 5) стеблевыми листьями; стебель и листья густо опушены звездчатыми, а также длинными (не менее 3—4 мм) прямыми горизонтально отстоящими или косо вверх направленными жесткими простыми волосками ..... 8.
+ Растение с немногочисленными (не более 3—4) стеблевыми листьями; стебель и листья голые или опушенные звездчатыми и короткими (не более 3 мм) мягкими простыми волосками (иногда простые волоски более длинные, но тогда общее соцветие высоко- или глубоко-вильчатое, состоящее из нескольких корзинок, стеблевых листьев не более 1) ..... 12.
8. Все прикорневые листья ко времени цветения засыхают; стеблевые листья ланцетные или продолговатые, серо-зеленые, как и все растение, обильно опушены довольно тонкими полностью светлыми прижатыми простыми волосками 3—3.5 мм дл. Обертка очень густо опушена звездчатыми и светлыми простыми волосками, без примеси железистых. Цветки желто-оранжевые ..... 27. *P. echioides*.
+ Все прикорневые листья ко времени цветения засыхают или часть их остается в прикорневой розетке; стеблевые листья и стебель обильно опушены простыми волосками 3—9 мм дл. Обертка густо опушена звездчатыми и светлыми с темным основанием простыми волосками, без железистых волосков или чаще с их примесью ..... 9.
9. Простые волоски в опушении нижней части стебля с основаниями, отчетливо окрашенными в красно-коричневый цвет. Чешуевидные листья в основании ветвей соцветия с четкой светлой неопушенной каймой. Рыльца темноватые ..... 30. *P.* × *solacolui*.
+ Простые волоски в опушении нижней части стебля одноцветные светлые, без красно-коричневого основания. Рыльца желтые ..... 10.

10. Обертки относительно крупные (7—10 мм дл.), корзинки на довольно длинных цветоносах, на внешней стороне наружных цветков в корзинках часто имеются красные полоски. Стеблевые и прикорневые (если они имеются) листья лопатчатые, опушены толстыми простыми волосками 4—9 мм дл. . . . . 28. *P.* × *bifurca*.

\+ Обертки менее крупные (5.5—7 мм дл.). Стеблевые и прикорневые (если они имеются) листья опушены более тонкими простыми волосками 3—6 мм дл. . . . . 11.

11. Стебель и листья сверху по всей поверхности опушены довольно густыми простыми и звездчатыми волосками. Общее соцветие зонтиковидное . . . . . 32. *P.* × *collina*.

\+ Листья, особенно молодые, сверху опушены рассеянными простыми волосками, вдоль средней жилки оголенные или же почти голые; звездчатые волоски на верхней стороне листьев расположены преимущественно вдоль средней жилки или же звездчатое опушение вообще отсутствует . . . . . 31. *P.* × *auriculoides*.

12. Стебель в нижней части без простых волосков (редко с единичными полностью светлыми простыми волосками), листья с обеих сторон без звездчатых волосков (даже самые молодые!), с редкими светлыми простыми волосками только по средней жилке . . . . . 13.

\+ Стебель в нижней части с рассеянными до частых простыми волосками, листья снизу опушены простыми и звездчатыми волосками . . . . . 15.

13. Стебель почти до самого основания опушен черными железистыми волосками; листья на стелющихся побегах (у угнетенных экземпляров они могут отсутствовать) увеличиваются к их верхушкам. Листочки оберток б. ч. темные со светлой каймой . . . . . 14.

\+ Железистые волоски на стебле имеются только в области соцветия; листья на стелющихся побегах уменьшаются к их верхушкам или (у угнетенных экземпляров) побеги отсутствуют. Листочки оберток не окаймленные . . . . . 18. *P. praealta*.

14. Стебель 5—30 см. выс., до самого низа покрыт черными железистыми волосками. Листочки оберток опушены черными железистыми волосками, очень редко с примесью единичных черных простых волосков. Общее соцветие плотное, состоит из 2—8(15) корзинок . . . . . 7. *P. lactucella*.

\+ Стебель 20—40 см, в нижней части почти без железистых волосков. В опушении листочков оберток присутствуют как железистые, так и простые волоски. Общее соцветие довольно рыхлое, состоит из 10—40 корзинок . . . . . 18. *P.* × *koernickeana*.

15. Корзинки в вильчатом или рыхлометельчатом общем соцветии, в числе 2—7(12), с акладием не менее 1/4 высоты стебля (редко акладий короче, но тогда обертки 9—10 мм дл.) . . . . . 16.

\+ Корзинки более многочисленные (редко их несколько), в метельчатом, щитковидном или зонтиковидном общем соцветии, с акладием не больше 1/8 высоты стебля; обертки 5.5—8.5 мм дл. . . . . 28.

16. Листья сверху, по крайней мере вдоль средней жилки опушены звездчатыми волосками (смотреть молодые листья!), по краю листовой пластинки с редкими микрожелезками . . . . . 17.

\+ Листья сверху без звездчатых волосков и без микрожелезок . . . . . 20.

17. Простые волоски в опушении стебля и листьев 1—2 мм дл. . . . . 6. *P.* × *kalksburgiensis*.

\+ Простые волоски в опушении стебля и листьев 3—6 мм дл. . . . . 18.

18. Простые волоски в основании стебля сидят на папиллах, окрашенных в красно-коричневый цвет. Рыльца темные . . . . . 10. *P.* × *polioderma*.

\+ Простые волоски на стебле полностью светлые. Рыльца желтые . . . . . 19.

19. Корзинки крупные, 8—10 мм дл., как правило, в глубоковильчатом общем соцветии. Листья снизу опушены густыми звездчатыми волосками . . . . . 28. *P.* × *bifurca*.

\+ Корзинки мельче, 6—7 мм дл., в высоковильчатом общем соцветии. Листья на нижней стороне с рассеянным звездчатым опушением . . . . . 29. *P.* × *euchaetia*.

20. Листья сверху по всей поверхности опушены простыми волосками . . . . . 21.

\+ Листья сверху, по крайней мере вдоль средних жилок голые . . . . . 22.

21. Простые волоски в опушении стебля и листьев 2—4 мм дл., на стебле они, как правило, сидят на папиллах, окрашенных в красно-коричневый цвет. Чешуевидные листья в основании цветоносов, корзинок и листочки оберток с четкой светлой неопушенной каймой. Рыльца, как правило, темноватые . . . . . 3. *P.* × *flagellaris*.

\+ Простые волоски в опушении стебля и листьев 3—6 мм дл., на стебле они, как правило, целиком светлые. Чешуевидные листья в основании цветоносов и листочки оберток по всей поверхности опушены звездчатыми волосками. Рыльца желтые . . . . . 28. *P.* × *bifurca*.

22. Стебель в нижней своей половине опушен черными железистыми волосками . . . . . 23.

\+ Стебель в нижней своей половине без железистых волосков (редко с рассеянными светлыми железистыми волосками) . . . . . 25.

23. Соцветие высоковильчатое. Листья снизу, как правило, с рассеянным звездчатым опушением . . 24.

\+ Соцветие глубоковильчатое. Листья снизу густо опушены звездчатыми волосками; листья на побегах лопатчатые, четко увеличивающиеся к верхушкам побегов . . . . . 8. *P.* × *schultesii*.

24. Простые волоски в нижней части стебля полностью светлые. Рыльца желтые . . 12. *P.* × *paragoga*.

\+ Простые волоски в основании стебля сидят на папиллах, окрашенных в красно-коричневый цвет. Рыльца, как правило, темноватые . . . . . 9. *P.* × *progenita*.

25. Простые волоски в основании стебля сидят на папиллах, окрашенных в красно-коричневый цвет. Рыльца, как правило, темноватые . . . . . 4. *P.* × *melinomelas*.

\+ Простые волоски в нижней части стебля полностью светлые. Рыльца чисто желтые . . . . . 26.

26. Простые волоски на стебле жесткие, косо вверх направленные. Общее соцветие высоковильчатое; листочки оберток по всей поверхности опушены звездчатыми волосками . . . 29. *P.* × *euchaetia*.

+ Простые волоски на стебле более-менее мягкие, горизонтально отстоящие. Общее соцветие высоко- или глубоковильчатое; листочки оберток с неопушенной каймой ..... 27.

27. Стебель и листья снизу обильно опушены звездчатыми волосками; стебель тонкий, 1—1.3 мм в диам. ..... 5. *P.* × *brachiata*.

+ Стебель и листья снизу опушены редкими звездчатыми волосками; стебель более толстый ..... 11. *P.* × *pseudopiloselliflora*.

28. Листья сверху опушены звездчатыми волосками; стебель по всей длине опушен более-менее частыми звездчатыми волосками ..... 29.

+ Листья сверху без звездчатых волосков; стебель без или с рассеянными звездчатыми волосками преимущественно в верхней части ..... 36.

29. Листья по всей верхней поверхности опушены простыми волосками 0.5—0.7(1) мм дл., стебель и листочки оберток — простыми волосками до 1 мм дл. ..... 30.

+ Все растение опушено простыми волосками 1.5—5 мм дл.; листья сверху, по крайней мере вдоль средних жилок оголяются от простых волосков или же листья сверху почти без простых волосков ... 31.

30. Простые волоски в основании стебля сидят на папиллах, окрашенных в красно-коричневый цвет; чешуевидные листья в основании цветоносов и корзинок с четкой светлой неопушенной каймой. Прикорневые листья, как правило, широколанцетовидные или обратнояйцевидные, тупые ..... 24. *P.* × *glomerata*.

+ Простые волоски в нижней части стебля целиком светлые; чешуевидные листья в основании цветоносов и корзинок без светлой неопушенной каймы. Прикорневые листья ланцетные или узколанцетные, острые ..... 20. *P. vaillantii*.

31. Простые волоски в основании стебля сидят на папиллах, окрашенных в красно-коричневый цвет; чешуевидные листья в основании цветоносов и корзинок с четкой светлой неопушенной каймой ..... 32.

+ Простые волоски в нижней части стебля целиком светлые; чешуевидные листья в основании цветоносов и корзинок без светлой неопушенной каймы ..... 34.

32. Стебель в средней и нижней части опушен черными железистыми волосками; прикорневые листья широколанцетные или обратнояйцевидные, мягкие. Корзинки 7—8.5 мм дл. ..... 33.

+ Стебель в средней и нижней части без черных железистых волосков (редко с рассеянными светлыми железистыми волосками); прикорневые листья ланцетные или узколанцетные, жестковатые. Корзинки 6.5—7.5 мм дл. ..... 23. *P.* × *ciesielskii*.

33. Листья снизу с редкими до рассеянных звездчатыми волосками. Корзинки 7—8 мм дл. ..... 15. *P.* × *dubia*.

+ Листья снизу с густым звездчатым опушением. Корзинки 8—8.5 мм дл. ..... 10. *P.* × *polioderma*.

34. Стебель в средней и нижней части опушен черными железистыми волосками; прикорневые листья широколанцетные или обратнояйцевидные, мягкие. Корзинки 7—8 мм дл. ..... 17. *P.* × *sciadophora*.

+ Стебель в средней и нижней части без черных железистых волосков (редко с рассеянными светлыми железистыми волосками); прикорневые листья ланцетные или узколанцетные, жестковатые. Корзинки 6.5—7.5 мм дл. ..... 35.

35. Простые волоски в опушении стебля и листьев горизонтально отстоящие, довольно мягкие, 1.5—2 мм дл., стеблевых листьев 2—3 ..... 19. *P.* × *densiflora*.

+ Простые волоски в опушении стебля и листьев вверх направленные, жесткие, 3—5 мм дл., стеблевых листьев 3—5(7) ..... 31. *P.* × *auriculoides*.

36. Простые волоски на листьях расположены равномерно по всей поверхности, до 1 мм дл.; в нижней части стебля обильные, до 2 мм дл., косо вниз направленные. Листья зеленые, мягкие ..... 21. *P. onegensis*.

+ Листья сверху с простыми волосками до 1.5—3 мм дл., оголяющиеся вдоль средней жилки, или же листья сверху голые, сизоватые, более жесткие; простые волоски в нижней части стебля менее обильные, до 4 мм дл., горизонтально отстоящие или косо вниз направленные ..... 37.

37. Стебель лишь в соцветии с редкими железистыми волосками. Рыльца желтые или темноватые. Корзинки 6—7 мм дл. ..... 22. *P.* × *polymastix*.

+ Стебель в средней части опушен черными железистыми волосками. Рыльца темные или черные ..... 38.

38. Стебель лишь в средней части опушен железистыми волосками. Листья сверху голые или с редкими простыми волосками вдоль края. Корзинки 6—7 мм дл. Рыльца темные ..... 14. *P.* × *lobarzewskii*.

+ Стебель донизу опушен железистыми волосками (иногда лишь до середины, но тогда листья сверху опушены частыми простыми волосками почти по всей поверхности). Корзинки 7—8 мм дл. Рыльца черные ..... 13. *P.* × *caespitosa*.

1. *P. laticeps* Norrl. 1884, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 2, 5: 57; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 356. — *H. peleteranum* Meret subsp. *sabulosorum* Dahlst. 1890, Kungl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 23, 15: 9; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 367.

Описан с Кольского п-ова.

Сухие травяные склоны котловины оз. Чербомысло (Полоцкий р-н).

2. *P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip. 1862, Flora (Regensb.), 45: 421; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 358. — *Hieracium pilosella* L. 1753, Sp. Pl.: 800; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5 : 204; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 633;

Юксип, 1960, ФЛ. СССР, 30: 692; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 368. — *H. pilosella* L. subsp. *tenianthum* Rehm. 1896, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 46: 332. — *H. pilosella* L. subsp. *vulgatiforme* Rehm. 1896, l.c.: 339. — *H. pilosella* L. subsp. *twardowskianum* Rehm. et Woł. in Fl. polon. exc. N 50.

Описан из Европы.

Сухие луга, лесные поляны и опушки, песчаные обнажения, обочины дорог. По всей территории республики, очень часто.

3. *P.* × *flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. 1873, Monogr. Pilos. Hier. Dauph.: 13; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 375. — *Hieracium flagellare* Willd. 1814, Enum. Pl. Horti Berol., Suppl.: 54; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5 : 208; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 636; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 643; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 369. — *H. macrostolonum* G. Schneid. 1890, Hier. Westsudet.: 115; Козловская, 1959, цит. соч.: 635. — *H. prussicum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 373; Козловская, 1959, цит. соч.: 208; Юксип, 1960, цит. соч.: 636; Козловская, 1967, цит. соч.: 641. — *H. prussicum* Naeg. et Peter subsp. *lipnickianum* Rehm. var. *longifolium* Rehm. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1895, 45: 325. — *Pilosella* × *prussica* (Naeg. et Peter) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 184; Шляков, 1989, цит. соч.: 374. — *Hieracium cernuiforme* (Naeg. et Peter) Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82: 1282; Юксип, 1960, цит. соч.: 646. — *H. macrostolonum* G. Schneid. 1890, Hier. Westsudet.: 115; Козловская, 1967, цит. соч.: 635. — *Pilosella* × *macrostolona* (G. Schneid.) Soják, 1971, l.c.: 184; Шляков, 1989, цит. соч.: 375. — *Hieracium duplex* auct. non Peter: P. D. Sell a. C. West, 1976, l.c.: 374 (= *P. officinarum* × *P. onegensis*).

Описан из Ср. Европы.

Сухие луга, лесные поляны и опушки, разреженные леса, песчаные обнажения, обочины дорог. По всей территории республики, изредка.

4. *P.* × *melinomelas* (Peter) Holub, 1977, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 12: 306; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 363. — *Hieracium melinomelas* Peter, 1884, Bot. Jahrb. 5: 496; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 374. (= *P. officinarum* × *P. onegensis* × *P. praealta*).

Описан по искусственно полученному гибриду.

Сухие луга, лесные поляны и опушки, разреженные леса. В центральной и северной частях республики, очень редко.

5. *P.* × *brachiata* (Bertol. ex DC.) F. Schultz et Sch. Bip. 1862, Flora (Regensb.), 45: 424; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 365. — *Hieracium brachiatum* Bertol. ex DC. 1815, in Lam. et DC., Fl. Fr., ed 3, 5: 442; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 210; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 635; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 369. — *H. leptophyton* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1 : 642; Козловская, 1959, цит. соч.: 210 (in nota); она же, 1967, цит. соч.: 634. (= *P. officinarum* × *P. praealta*).

Описан из Италии.

Сухие залуговелые склоны. Преимущественно на востоке республики, очень редко.

6. *P.* × *kalksburgiensis* (Wiesb.) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 184; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 369. — *Hieracium kalksburgiense* Wiesb. 1883, Bot. Centralbl. 13: 188. — *H. spurium* Chaix ex Froel. 1838, in DC. Prodr. 7, 1: 204, nom. invalid.; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373. (= *P. officinarum* × *P. vaillantii*).

Описан из Австрии.

Сухие залуговелые склоны. Очень редко (г. Минск).

7. *P. lactucella* (Wallr.) P. D. Sell a. C. West, 1967, Watsonia, 6, 5: 314; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 355. — *Hieracium lactucella* Wallr. 1822, Shed. Crit. 1: 408; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ, 4: 370. — *H. auricula* auct. non L.: Lam. et DC. 1805, Fl. Fr., ed. 3, 4: 24; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 204; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 642; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 670. — *Pilosella littuanica* (Naeg. et Peter) Schljak., 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 355 («*lithuanica*»); — *Hieracium littuanicum* (Naeg. et Peter) Juxip ex Kotov, 1965, Фл. УРСР, 12: 480 («*lithuanicum*»); Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 673 («*lithuanicum*»), comb. invalid.

Описан из Германии.

Мезофитные луга, лесные поляны и опушки, берега мелиоративных каналов, залежи. По всей территории республики, нередко.

8. *P.* × *schultesii* (F. Schultz) F. Schultz et Sch. Bip. 1862, Flora (Regensb.), 45: 432; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР. 8: 376. — *Hieracium schultesii* F. Schultz, 1842, Arch. Fl. Fr. Allem. 1: 35; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 206; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 636; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 678; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 370. — *H. flagellare* Willd. subsp. *niankowiense* Rehm. 1895, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 45: 328. — *H. flagellare* Willd. subsp. *anisocephalum* Rehm. 1895, l.c.: 326. — *H. niankowiense* (Rehm.) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30: 629, in nota, comb. invalid. provis. (= *P. lactucella* × *P. officinarum*).

Описан по искусственно полученному гибриду.

Мезофитные луга, лесные поляны и опушки, берега мелиоративных каналов, залежи. По всей территории республики, изредка.

9. *P.* × *progenita* Norrl. 1884, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 2, 4: 87; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 373. — *Hieracium apatelium* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 706; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 212; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 635. — *H. flagellariforme* G. Schneid. 1889, Hier. Westsud.: 119; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 369. — *H. nigriceps* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 702 (non Lindeb., 1882); Козловская, 1967, цит. соч.: 641. — *H. nigriceps* Naeg. et Peter subsp. *fustulosum* Rehm. 1895, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 45: 346. — *H. prussicum* Naeg. et Peter subsp. *lipnickianum* Rehm. l.c.: 325 (excl. var. *longifolium*). — *H. trigenes* Peter subsp. *dybowskianum* Rehm. l.c.: 346. — *H. piloselliflorum* Naeg. et Peter, 1885, l.c.: 1: 707; Козловская, 1959, цит. соч.: 212; она же, 1967, цит. соч.: 635; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4:374. — *H. flagellare* subsp. *anacraspedum* Rehm. l.c.: 330. — *Pilosella iserana* (Uechtr.) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 184; Шляков, 1989, цит. соч.: 374. — *P.* × *piloselliflora* (Naeg. et Peter) Soják, 1971, l.c.: 2: 184; Шляков, цит. соч.: 374. — *P.* × *arida* auct. non. (Freyn) Schljak., l.c.: 364. — *Hieracium venetianum* auct. non Naeg. et Peter, Козловская, 1967, цит. соч.: 634. (= *P. lactucella* × *P. officinarum* × *P. onegensis*).

Описан с Карельского перешейка.

Мезофитные, часто закустаренные луга, лесные поляны и опушки, берега мелиоративных каналов, залежи. По всей территории республики, изредка.

10. *P.* × *polioderma* (Dahlst.) Soják, 1982, Cas. Nar. Muz. (Praha), 150, 3—4: 139; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 368. — *Hieracium poliodermum* Dahlst. 1890, Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 23, 15: 119; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373. (= *P. lactucella* × *P. officinarum* × *P. onegensis* × *P. vaillantii*).

Описан из Швеции.

Мезофитные, часто закустаренные луга, берега мелиоративных каналов. Очень редко (Докшицкий р-н Витебской обл.).

11. *P.* × *pseudopiloselliflora* (Rehm.) Soják, 1982, Cas. Nar. Muz. (Praha), 150, 3—4: 139; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 363. — *Hieracium pseudopiloselliflorum* Rehm. 1897, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 47: 306; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 525, in nota; Козловская, 1967, Опред. раст. Белорус.: 641; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 374. (= *P. lactucella* × *P. officinarum* × *P. onegensis* × *P. praealta*).

Описан из Беларуси (?LW).

На лугах. Вид известен только из locus classicus: Гродненская обл., Новогрудский р-н, окр. д. Няньков (типового материала мы не видели).

12. *P.* × *paragoga* (Naeg. et Peter) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 186; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 364. — *Hieracium paragogum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 653; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 370. (= *P. lactucella* × *P. officinarum* × *P. praealta*).

Описан из Германии.

Мезофитные луга. Очень редко (Солигорский р-н Минской обл. и Мстиславский р-н Могилевской обл.).

13. *P.* × *caespitosa* (Dumort.) P. D. Sell a. C. West, 1967, Watsonia, 6, 5: 314, p. p.: Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 349. — *Hieracium caespitosum* Dumort. 1827, Fl. Belg.: 27; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373, s. restr. — *H. pratense* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl.: 56; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 207, p. p.; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 643, p. p.; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 596. — *H. colliniforme* (Peter) Roffey, 1925, London Cat. Brit. Pl., ed. 2: 30; Юксип, 1960, цит. соч.: 599. — *H. caespitosum* Dumort. subsp. *colliniforme* (Peter) P. D. Sell, 1976, Bot. Journ. Linn. Soc. (London), 71, 4: 259; P. D. Sell a. C. West, 1976, l. c. 4: 373. — *Pilosella colliniformis* (Peter) Dóstál, 1984, Folia Mus. Rer. Nat. Bohem. Occid. Bot. 21: 15; Шляков, 1989, цит. соч.: 349. — *P. fennica* (Norrl.) Norrl. 1884, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 2, 4: 107; Шляков, 1989, цит. соч.: 371. — *Hieracium floribundum* Wimm. et Grab. 1829, Fl. Siles. 2, 2: 204; Козловская, 1959, цит. соч.: 211; Юксип, 1960, цит. соч.: 606; Козловская, 1967, цит. соч.: 643; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373. — *H. floribundum* Wimm. et Grab. subsp. *pseudodolinense* Rehm. 1897, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 47: 300. — *H. floribundum* Wimm. et Grab. subsp. *laeticeps* Rehm. 1897, l. c.: 302. — *Pilosella floribunda* (Wimm. et Grab.) Fries, 1862, in Fries et Lagger, Hier. Europ. exs.: N 22; Шляков, 1989, цит. соч.: 369. — *Hieracium suecicum* Fries, 1848, Nova Acta Soc. Sci. Upsal. 14 (Symb. Hist. Hier.): 16; Козловская, 1959, цит. соч.: 212; Юксип, 1960, цит. соч.: 610. — *Pilosella suecica* (Fries) F. Schultz et Sch. Bip. 1862, Flora (Regensb.), 45: 425; Шляков, 1989, цит. соч.: 369. — *Hieracium spathophyllum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 386; Козловская, 1959, цит. соч.: 209; она же, 1967, цит. соч.: 642. — *H. subauricula* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30: 627, comb. invalid.; — *H. calomastix* Peter subsp. *rubristylum* Rehm., 1895, l. c., 45: 345. — *H. florentinum* subsp. *pseudosanii* Rehm. 1897, l. c., 47: 286. — *Pilosella knappii* (*Błocki*) Schljak. l. c.: 332 (= *P. lactucella* × *P. onegensis*).

Описан из Бельгии.

Луга, лесные поляны и опушки, окраины полей, залежи, обочины дорог. По всей территории республики, часто.

Под названием *Pilosella* × *caespitosa* (Dumort.) P. D. Sell et C. West нами объединяется весь комплекс гибридов между *Pilosella lactucella* (Wallr.) P. D. Sell et C. West и *Pilosella onegensis* Norrl., так как, во-первых, для *P. caespitosa* s. str. указывается число хромосом 2n = 4x = 36 и для нее в отличие от автотетраплоида и амфимикта *P. officinarum* F. Schultz et Sch. Bip. (T. W. J. Gadella, 1991, 1992) характерен факультативный апомиксис (Skalinska, Kubien, 1972), что говорит об аллополиплоидности данного вида. Во-вторых, нами найдены растения явного гибридного происхождения, морфологически относимые к *P. floribunda* или *P. suecica* и имеющие 2n = 18, что говорит о том, что оба родителя этих растений — диплоиды. В-третьих, *P. caespitosa* s. str. объединяет в себе морфологические черты как *P. onegensis*, так и *P. lactucella*. О влиянии *P. lactucella* говорят следующие признаки: менее обильное и более длинное опушение всего растения, тенденция к оголению листьев вдоль средней жилки, надземные побеги с равными или слегка увеличивающимися к концам побегов листьями и рассеянно железисто опушенный стебель. Кроме того, при анализе достаточно большого материала невозможно разграничить *P. caespitosa* s. str. и *P. floribunda*: все диагностические различия между этими видами являются сугубо количественными и виды плавно «перетекают» друг в друга.

14. *P.* × *lobarzewskii* (Rehm.) Soják, 1982, Čas. Nar. Muz. (Praha), 150, 3—4: 139; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 363. — *Hieracium lobarzewskii* Rehm. 1897, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 47: 305; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 525 (in adnot.); Козловская, 1967, Опред. раст. Белорус.: 641; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 374. — *H. florentinum* All. subsp. *setosopetiolatum* Rehm. 1897, l. c., 47: 305. — *Pilosella setosopetiolata* (Rehm.) Schljak. l. c.: 331. (= *P. lactucella* × *P. onegensis* × *P. praealta*).

Тип: «Lithuania, distr. Nowogrodek, ad Niankow» (LW!).

Луга, лесные поляны и опушки, залежи, обочины дорог. По всей территории республики, изредка, на Полесье — реже.

15. *P.* × *dubia* (L.) Fries, 1862, in Fries et Lagger, Hier. Europ. Exs.: N 33 (quoad nom.); Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 368. — *Hieracium dubium* L. 1763, Sp. Pl., ed. 2: 1125, p. p., emend. Lindeb. 1878, Hier. Scand. Exs.: N 46; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373. — *H. acrocomum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 709; Козловская, 1967, Опред. раст. Белорус.: 638. (= *P. lactucella* × *P. onegensis* × *P. vaillantii*).

Описан из Швеции.

Травяные склоны, вырубки. По всей территории республики, редко.

16. *P.* × *koernickeana* (Naeg. et Peter) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 186; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 364. — *Hieracium sulphureum* Doell grex *koernickeanum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 650. — *H. koernickeanum* (Naeg. et Peter) Zahn, 1901, in Koch, Syn. Deutsch. Fl., ed. 3, 2: 1747; Козловская, 1967, Опред. раст. Белорус.: 643; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 370. — *H. sulphureum* auct. non Doell: Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 210; она же, 1967, цит. соч.: 637. (= *P. lactucella* × *P. praealta*).

Описан из окр. Санкт-Петербурга и южн. Финляндии.

Сухие залуговелые склоны. По всей территории республики, редко.

17. *P.* × *sciadophora* (Naeg. et Peter) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 185; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 369. — *Hieracium sciadophorum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 440; Козловская, 1967, Опред. раст. Белорус.: 639; P. D. Sell a. C. West,. 1976, Fl. Europ. 4: 372. (= *P. lactucella* × *P. vaillantii*).

Описан из Италии.

Склон коренного берега реки. Очень редко (Минский р-н).

18. *P. praealta* (Vill. ex Gochn.) F. Schultz et Sch. Bip. 1862, Flora (Regensb.), 45: 429; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 332. — *H. praealtum* Vill. ex Gochn. 1808, Tent. Pl. Cichor.: 17; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 441; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 371. — *H. florentinum* auct. non All. 1789, Fl. Pedem. 1: 213; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 210; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 637. — *H. bauhinii* Bess. 1809, Prim. Fl. Galic. 2: 149; Козловская, 1959, цит. соч.: 209; она же, 1967, цит. соч.: 642. — *H. besserianum* Spreng. 1826, Syst. Veg. 3: 639; Юксип, 1960, цит. соч.: 461. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *heothinum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 575. — *H. magyaricum* subsp. *nigrisetum* Naeg. et Peter, 1885, l. c.: 573. — *H. heothinum* (Naeg. et Peter) Juxip, 1960, l. c.: 462, comb. invalid. — *H. filiferum* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl.: 59; Юксип, 1960, цит. соч.: 466. — *Pilosella besseriana* (Spreng.) Schljak. 1989, l. c.: 340. — *P. heothina* (Naeg. et Peter) Schljak. 1989, l. c.: 341. — *P. nigriseta* (Naeg. et Peter) Schljak. 1989, l. c.: 340. — *P. filifera* (Tausch) Schljak. 1989, l. c.: 341.

Описан из Франции.

Сухие разреженные леса, поляны и опушки, сухие травянистые склоны. По всей территории республики, кроме Полесья, нередко.

19. *P.* × *densiflora* (Tausch) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 186; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 361. — *Hieracium densiflorum* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl.: 59; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373. — *H. umbelliferum* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 735; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 216; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 513; Козловская, 1967, Опред. раст. Белорус.: 643. — *H. zizianum* auct. non Tausch, 1828, l. c.: 58; Козловская, 1967, цит. соч.: 638. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *hispidissimum* Rehm. ex Naeg. et Peter, 1885, l. c.: 582. — *H. hispidissimum* (Rehm. ex Naeg. et Peter) Juxip, 1960, l. c.: 459, comb. invalid. — *Pilosella hispidissima* (Rehm. ex Naeg. et Peter) Schljak. 1989, l. c.: 336. (=*P. praealta* × *P. vaillantii*).

Описан из Чехии.

Сухие разреженные леса, поляны и опушки, сухие травянистые склоны. По всей территории республики, кроме Полесья, изредка.

20. *P. vaillantii* (Tausch) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 185; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 347. — *Hieracium vaillantii* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl.: 57. — *H. cymigerum* Reichenb. 1831, Fl. Germ. Exscurs.: 262; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 556. — *H. cymosum* auct. vix L.: Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 215; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 639; Юксип, 1960, цит. соч.: 549. — *H. cymosum* L. subsp. *cymigerum* (Reichenb.) Peter, 1884, Bot. Jahrb. 5: 272; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 372.

Описан из Чехии.

Разреженные леса, травянистые склоны. По всей территории республики, изредка.

21. *P. onegensis* Norrl. 1884, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 2, 4: 131; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 351. — *Hieracium onegense* (Norrl.) Norrl. 1889, in T. Sael., Kihlm. et Hjelt, Herb. Mus. Fenn., ed. 2, 1: 118; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 601. — *H. pratense* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl.: 56; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 207, p. p.; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 643, p. p. — *H. polonicum* Biocki, 1887, Österr. Bot. Zeitschr. 37: 303. — *H. caespitosum* Dumort. subsp. *brevipilum* (Naeg. et Peter) P. D. Sell, 1976, Bot. Journ. Linn. Soc. 71: 259; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373.

Описан из Карелии.

Леса, поляны и опушки, закустаренные луга. По всей территории республики, нередко.

22. *P.* × *polymastix* (Peter) Holub, 1977, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 12: 306; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 363. — *Hieracium polymastix* Peter, 1884, Bot. Jahrb. 6 (1885) : 123; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 374. — *H. bauhinii* Bess. subsp. *plicatulum* Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82: 1429. — *H. plicatulum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30: 454; comb. invalid. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *sedutrix* Rehm. 1897, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 47: 295. — *H. sedutrix* (Rehm.) Juxip, 1960, l. c.: 459, «seduhtrix», in nota, comb. invalid. — *H. magyaricum* Naeg. et Peter subsp. *megalomastix* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 573. — *Pilosella plicatula* (Zahn) Schljak. l. c.: 338. — *P. sedutrix* (Rehm.) Schljak. l. c.: 339. — *P. megalomastix* (Naeg. et Peter) Schljak. l. c.: 341. — *Hieracium arvicola* auct. non Naeg. et Peter: Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 211; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 637. (= *P. onegensis* × *P. praealta*).

Описан по искусственно полученному гибриду.

Леса, поляны и опушки, закустаренные луга. По всей территории республики, нередко; на Полесье — редко.

23. *P.* × *ciesielskii* (Błocki) Valery Tikhomirov, comb. nov. — *Hieracium ciesielskii* Błocki, 1888, Österr. Bot. Zeitschr. 38: 297; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 513 (in nota); Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 361, pro syn. (= *P. onegensis* × *P. praealta* × *P. vaillantii*).

Тип: Butywla pr. Skole (Galicia austral) in prati silvatrismontium Carpathorum orientalium. 1888. B. Błocki (LW!).

Опушки хвойно-широколиственных лесов, сухие склоны. По всей территории республики, кроме Полесья, редко.

24. *P.* × *glomerata* (Froel.) Fries, 1862, in Fries et Lagger, Hier. Europ. Exs.: № 34; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 366. — *Hieracium glomeratum* Froel. 1838, in DC. Prodr. 7, 1: 207; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 215; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 640. — *H. subambiguum* (Naeg. et Peter) Juxip ex Kotov, 1965, Фл. УРСР, 12: 442; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 570, comb. invalid. — *H. ambiguum* Ehrh. 1790, Beitr. Naturk. 5: 178, nom. nud.; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373. (= *P. onegensis* × *P. vaillantii*).

Описан из Европы.

Сухие разреженные леса, поляны и опушки, сухие травянистые склоны. По всей территории республики, кроме Полесья, редко.

25. *P. aurantiaca* (L.) F. Schultz et Sch. Bip. 1862, Flora (Regensb.), 45: 426; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8:351. — *Hieracium aurantiacum* L. 1753, Sp. Pl.: 801; Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82: 1242, quoad subsp. *aurantiacum*; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 653; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 206; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 638; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 374, quoad subsp. *aurantiacum*.

Описан из Ср. Европы.

Культивируется, ранее отмечался как одичавший в садах и парках в Новогрудском р-не Гродненской обл. и в г. Минске.

26. *P.* × *stoloniflora* (Waldst. et Kit.) Fries, 1862, in Fries et Lagger, Hier. Europ. Exs.: № 2; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8:372. — *Hieracium stoloniflorum* Waldst. et Kit. 1812, Pl. Rar. Hung. 3: 303, tab. 273; Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82: 1250; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 206; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 633; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 375. — *H. stoloniflorum* subsp. *mickiewiczii* Rehm. 1895, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 45: 323. — *H. mickiewiczii* (Rehm.) Juxip, Фл. СССР, 30: 662, comb. invalid. (= *P. aurantiaca* × *P. officinarum*).

Описан из Югославии.

Ранее отмечался как одичавший в садах и парках в Новогрудском р-не Гродненской обл. и в окр. г. Могилева.

Для территории Беларуси приводятся еще 4 гибрида с участием *P. aurantiaca*. Но при изучении типового материала в LW выяснилось, что два из них — *H. trigenes* Peter subsp. *dybowskianum* Rehm. (Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1895, 45: 346) и *H. calomastix* subsp. *rubristylum* Rehm. (l. c., 45: 345) — относятся к гибридам, никакого отношения к *P. aurantiaca* не имеющим. Первое название принадлежит *P.* × *progenita* Norrl., а второе — *P.* × *caespitosa* (Dumort.) P. D. Sell a. C. West. Что же касается еще двух гибридов — *P.* × *blyttiana* (Fries) F. Schultz et Sch. Bip. (*Hieracium blyttianum* Fries) и *Pilosella* × *guthnikiana* (Hegetschw. et Heer) Soják (*Hieracium guthnikianum* Hegetschw. et Heer; *H. rubellum* (Koch) Zahn), то они приводятся для Беларуси только на основании старых литературных указаний, гербарных образцов мы не видели, и в настоящее время эти гибриды не обнаружены.

27. *P. echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip. 1862, Flora (Regensb.), 45: 431; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 329. — *Hieracium echioides* Lumn. 1791, Fl. Poson. 1: 348; Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82:1368, quoad subsp. *echioides*; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 418; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 213; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 639; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 375, quoad subsp. *echioides*.

Описан из Чехословакии.

Сухие сосняки, опушки, песчаные обнажения по склонам коренных берегов рек, песчаные карьеры. На юге и юго-востоке республики — нередко, на остальной территории лишь в качестве заносного (Лепельский р-н Витебской обл.).

28. *P.* × *bifurca* (Bieb.) F. Schultz et Sch. Bip. 1862, Flora (Regensb.), 45: 432; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 359. — *Hieracium bifurcum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 251; Naeg. u. Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 507; Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82: 1381; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 214; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 634; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 376. — *H. setigerum* Tausch, 1828, Flora (Regensb.), 11, 1, Erg.-Bl.: 61; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 213; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 636. — *H. albosinereum* Rupr. 1860, Fl. Ingr.: 638; Twardowska, 1884, Pam. Fizjograf., 4: 424. (= *P. echioides* × *P. officinarum*).

Описан из Крыма.

Сухие сосняки и их опушки. В Полесье встречается нередко, севернее — очень редко.

29. *P.* × *euchaetia* (Naeg. et Peter) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 186; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 360. — *Hieracium euchaetium* Naeg. et Peter, 1885, Hier. Mitt.-Eur. 1: 764; Zahn, 1923, in Engl. Pflanzenreich, 82: 1525; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 376. (= *P. echioides* × *P. officinarum* × *P. praealta*).

Описан из Венгрии.

Сухие сосняки и их опушки. Преимущественно на юге и юго-востоке республики, очень редко.

30. *P.* × *solacolui* (Prodan ex Nyár.) Valery Tikhomirov comb. nov. — *Hieracium solacolui* Prodan ex Nyár. 1965, in Savul. Fl. Rep. Pop. Romane, 10: 723; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 373. (= *P. echioides* × *P. onegensis*).

Описан из Румынии.

Сухие сосняки, полосы отчуждения ж/д. Преимущественно на юге и юго-востоке республики, очень редко.

31. *P.* × *auriculoides* (Lang) F. Schultz, 1872, Herb. Norm., nov. ser.: N 287; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 360. — *Hieracium auriculoides* Lang, 1824, Syll.

Pl. Nov. Ratisbon. 1: 183; Козловская, 1967, Опред. раст. Белорус.: 642. — *H. echiogenes* (Naeg. et Peter) Juxip ex Kotov, 1965, Фл. УРСР, 12: 406; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 487, comb. invalid.; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 376, comb. invalid. — *H. calodon* auct. non Tausch ex Peter: Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 214; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 636. (= *P. echioides* × *P. praealta*).

Описан из Австрии.

Сухие сосняки, опушки, обнажения по склонам коренных берегов рек, песчаные карьеры, откосы железных дорог. Преимущественно на юге и юго-востоке республики, изредка.

32. *P.* × *collina* (Gochn.) Soják, 1971, Preslia, 43, 2: 185; Шляков, 1989, Фл. евр. ч. СССР, 8: 358. — *H. collinum* Gochn. 1808, Tent. Pl. Cich.: 17, tab. 1. — *H. fallax* Willd. 1809, Enum. Pl. Horti Berol.: 822; Козловская, 1959, Фл. БССР, 5: 216; она же, 1967, Опред. раст. Белорус.: 639; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 372. — *H. durisetum* (Naeg. et Peter) Juxip ex Kotov, 1965, Фл. УРСР, 12: 410; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30: 422, comb. invalid. (= *P. echioides* × *P. vaillantii*).

Описан из Германии.

Опушки сосняков, остепненные луга по склонам, обочины дорог. На юге и юго-востоке республики, очень редко.

33. *P. verruculata* (Link) Soják, 1971, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 6, 2: 218. — *Hieracium verruculatum* Link, 1822, Enum. Pl. Hort. Berol. Alt. 2: 287; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4: 376.

Описан из Ср. Европы.

Известно лишь 1 местонахождение этого вида на территории республики: Пинский р-н Брестской обл. («Welesnica. 2 VII 1898. M. Twardowska.» — !LW).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Козловская Н. В. Род Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора БССР. Минск, 1959. Т. 5. С. 201—220.

Козловская Н. В. Род *Hieracium* L. — Ястребинка // Определитель растений Белоруссии. Минск, 1967. С. 632—645.

Шляков Р. Н. Род Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 300—377.

Юксип А. Я. Ястребинка — *Hieracium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1960. Т. 30. 732 с.

Gadella Th. W. J. Variation, hybridization and reproductive biology of *Hieracium pilosella* L. // Proc. Kon. Ned. Acad. Wet. ser. C. 1991. Vol. 94. N 4. P. 455—488.

Gadella Th. W. J. Notes on some triple and inter-sectional hybrids in *Hieracium* subgenus *Pilosella* (Hill) S. F. Gray // Proc. Kon. Ned. Acad. Wet. ser. C. 1992. Vol. 95. N 1. P. 51—63.

Naegeli P., Peter G. A. 1885. Die Hieracien Mittel-Europas, 1. München, 1885. P. 1—931.

Norrlin J. P. Suomen Keltanot // A. K. Cajander. Suomen Kasvio. Helsingissa, 1906. P. 594—613.

Sell P. D., West C. Hieracium L. // Flora Europaea. Vol. 4: *Plantaginaceae* to *Compositae* (and *Rubiaceae*). Cambridge, 1976. P. 358—410.

Skalinska M., Kubien E. Cytological and embryological studies in *Hieracium pratense* Tausch // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. Vol. 15. P. 39—50.

Zahn K. H. Compositae—Hieracium. Abt. II // A. Engler. Das Pflanzenreich. 82 (IV. 280). Leipzig, 1923, P. 1147—1705.

Белорусский государственный университет
Минск

Получено 1 III 2000

SUMMARY

A survey of the Belorussian species of *Pilosella* and a brief key for their identification are given. 33 species and two new combinations are recognised in Belorussia as a result of the reconsideration of the genus.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.53)

© П. В. Куликов

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФЛОРЕ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

P. V. KULIKOV. NEW DATA ON THE FLORA OF THE CHELYABINSK REGION

Приведены сведения о находках 48 редких видов и 1 природного гибрида в Челябинской обл., дополняющие и уточняющие представления об их распространении на Южном Урале. 8 видов указываются впервые для области, 3 вида и 1 гибрид — впервые для Южного Урала.

Ключевые слова: флористические находки, Южный Урал.

В результате исследований, проведенных в Челябинской обл. в 1997 и 1998 гг., нами обнаружен ряд новых местонахождений видов, редких на территории области или на Южном Урале. Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). В тех случаях, где это не оговорено особо, коллектором является автор статьи. Гербарные экземпляры хранятся в гербарии Института экологии растений и животных (ИЭРиЖ) УрО РАН (SVER) в г. Екатеринбурге, дублеты переданы в Гербарий Ботанического института (БИН) им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Athyrium distentifolium Tausch ex Opiz. Территория, подчиненная г. Карабаш, хребет Юрма, на вершинном плато в субальпийском еловом редколесье, 21 VI 1998; Катав-Ивановский р-н, северная часть хребта Зигальга, гора Поперечная, в подгольцовом елово-березовом редколесье, 30 VIII 1998. В Челябинской обл. этот вид ранее был известен на хр. Таганай, а на Южном Урале в целом, кроме того, еще на горе Иремель (Игошина, 1966; Шурова, 1983). Указание П. С. Палласа о находке его близ г. Сим, никем впоследствии не подтвержденное, видимо, ошибочно.

Woodsia alpina (Bolt.) S. F. Gray. Верхнеуральский р-н, 5 км к северо-востоку от оз. Бол. Бугодак, на южном склоне сопки 738 м над ур. м., в расщелинах скал, 19 IX 1998. На территории области ранее отмечался в окрестностях г. Кыштым и Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961; Игошина, 1966).

Equisetum ramosissimum Desf. Троицкий р-н, р. Уй в 5 км ниже пос. Бобровка, на песчаном откосе левого берега, 7 VI 1998. Довольно редкий в северной части ареала вид с недостаточно изученным распространением на Урале.

Brachypodium rupestre (Host) Roem. et Schult. Территория, подчиненная г. Карабаш, северная оконечность хребта Ицыл, на восточном склоне, на просеке бывшей ЛЭП в липово-березовом лесу, 1 VIII 1998; Чебаркульский р-н, в 1 км к западу от оз. Бол. Сунукуль, в сосново-березовом лесу, 9 VIII 1998. На Южном Урале вид встречается изолированно, на значительном удалении от основного ареала (Цвелев, 1976), распространение его требует более подробного изучения.

Cinna latifolia (Trev.) Griseb. Саткинский р-н, к востоку от пос. Сибирка, хребет Москаль, в березово-еловом лесу, 18 VII 1998. Редкий на Южном Урале бореальный вид близ южного предела распространения.

Elymus viridiglumis (Nevski) Czer. Там же, где предыдущий, на высокотравном лесном лугу, 18 VII 1998. Очень редкий западносибирско-уральский вид с дизъюнктивным ареалом (Цвелев, 1976). На территории Челябинской обл. изредка встреча-

ется в лесной зоне близ ж.-д. ст. Бердяуш и Хребет, на Вишневых горах, в Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961) — и в лесостепи (с. Аджитарово Чебаркульского р-на — locus classicus).

Elytrigia intermedia (Host) Nevski. Троицкий р-н, у обочины шоссе Троицк—Степное близ с. Осиповка, 5 VI 1998; Троицкий р-н, у дороги Троицк—Ключевка близ поворота на д. Березники, на залежи, 6 VI 1998. Прежние указания этого европейского вида для Урала (Габбасов, 1988; Определитель.., 1994) сомнительны и нуждаются в проверке, так как его естественный ареал на востоке едва достигает Волги. В окрестностях г. Троицка он обнаружен только в антропогенных местообитаниях и несомненно является здесь адвентивным растением (возможно, занесенным лишь в недавнее время).

× *Agrotrigia kotovii* Tzvel. Совместно с предыдущим в последнем местонахождении, 6 VI 1998. Этот межродовой гибрид впервые обнаружен на Урале. Данный экземпляр определен Н. Н. Цвелевым.

Festuca austrouralensis Kulikov. Территория, подчиненная г. Златоуст, хребет Бол. Таганай, в подгольцовом еловом редколесье горы Откликной Гребень, 3 VIII 1998. Наиболее северное местонахождение вида.

Glyceria triflora (Korsh.) Kom. Территория, подчиненная г. Златоуст, долина р. Бол. Киалим, к востоку от горы Дальний Таганай, на сырой лесной дороге, 2 VIII 1998; у подножия восточного склона хребта Бол. Таганай, у сырой лесной дороги в 5 км к югу от туристского приюта Таганай, 4 VIII 1998. Сибирский вид, заходящий на Средний Урал (Цвелев, 1976) и в наиболее северную часть Южного Урала, где встречается довольно редко.

Psathyrostachys hyalantha (Rupr.) Tzvel. Троицкий р-н, р. Уй в 4 км ниже пос. Бобровка, каменистая степь на склоне левого берега, 6 VI 1998. Данное местонахождение расположено на северной границе ареала вида.

Carex bohemica Schreb. Территория, подчиненная г. Карабаш, в нижней части восточного склона хребта Юрма, на сырой лесной дороге, 21 VI 1998. Редкий на Южном Урале вид. Ранее в Челябинской обл. был известен в Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961), в окрестностях городов Кыштым и Златоуст.

C. pauciflora Lightf. Саткинский р-н, 3 км к югу от юго-западной оконечности оз. Зюраткуль, сфагновое болото в долине р. Мал. Кыл, 20 VII 1998; территория, подчиненная г. Златоуст, р. Бол. Киалим, в 2 км выше Киалимского кордона, на сфагновом болоте, 3 VIII 1998; Катав-Ивановский р-н, северная часть хребта Зигальга, гора Поперечная, в заболоченном подгольцовом редколесье, 30 VIII 1998. Редкий в области бореальный вид на южной границе ареала.

C. rupestris All. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, в каменистой тундре близ вершины, 1400 м над ур. м., 19 VII 1998; Катав-Ивановский р-н, северная часть хребта Зигальга, гора Поперечная, на мелкоземе среди камней вершинного плато, 1380 м над ур. м., 30 VIII 1998. Очень редкий на Южном Урале арктоальпийский вид, известный в Башкирии на горе Иремель и хребте Машак (Игошина, 1966), а в Челябинской обл. только на хребте Таганай («Хр. Бол. Таганай, в 4.5 км к северо-северо-востоку от г. Златоуста, 8 VIII 1971, Н. Никонова» — SVER).

C. stenophylla Wahlenb. Троицкий р-н, р. Уй в 4 км ниже пос. Бобровка, каменистая степь на склоне левого берега, 6 VI 1998. Наиболее северное местонахождение вида в области. Распространение его на Урале изучено недостаточно (Алексеев, 1988), хотя в степной зоне он, по-видимому, относительно нередок.

Juncus effusus L. Территория, подчиненная г. Карабаш, в нижней части восточного склона хребта Юрма, верховья р. Сак-Елга, у сырой лесной дороги в липово-березовом лесу, 21 VI 1998. Наиболее восточное местонахождение вида на Урале. Восточнее он известен только в Алтайском крае (Ковтонюк, 1987).

J. minutulus V. Krecz. et Gontsch. В 5 км к западу от г. Карабаш, на лесной дороге, 22 VI 1998; Саткинский р-н, 0.5 км к югу от пос. Сибирка, у обочины лесной дороги, 18 VII 1998. Распространение этого вида на Урале не изучено из-за его неприметности и сходства с *J. bufonius* L., от которого он отличается мелкими размерами, ранним цветением и числом хромосом (Ковтонюк, 1987).

J. tenuis Willd. В 2 км к северо-востоку от г. Златоуст, на сыром берегу р. Бол. Тесьма, 4 VIII 1998; Саткинский р-н, правый берег р. Юрюзань в 12 км к северу от пос. Тюлюк, у обочины дороги на сыроватом участке, 29 VIII 1998. Этот адвентивный североамериканский вид, широко расселившийся в Европе, до сих пор не был достоверно известен на Южном Урале (Новиков, 1988).

Allium caeruleum Pall. Троицкий р-н, р. Уй в 6 км ниже пос. Бобровка, на пойменном лугу у края кустарниковых зарослей, 7 VI 1998. Наиболее северное местонахождение вида на Урале, значительно удаленное от ранее известных мест произрастания его в Оренбургской обл. В гербарии ИЭРиЖ УрО РАН (SVER) имеется еще один экземпляр из Челябинской обл., вероятно относящийся к *A. caeruleum* («Нагайбакский р-н, с. Париж, сосняк, VIII 1982, В. Сконникова»), но точное определение его затруднено из-за отсутствия генеративных органов.

Ornithogalum fischerianum Krasch. Карталинский р-н, правый берег р. Карагайлы-Аят в 5 км выше пос. Гражданский, в устье пересохшего весеннего водотока в пойме, 2 V 1998. Данное местонахождение расположено на северном пределе распространения вида. Восточнее он известен из 3 пунктов на юге Курганской обл. (Науменко, 1991).

Iris humilis Georgi. Троицкий р-н, р. Уй в 1.5 км ниже с. Осиповка, каменистая степь над левобережными скалами, 5 VI 1998; Троицкий р-н, р. Уй в 7 км ниже пос. Бобровка, щебнистая степь на склоне левого берега, 7 VI 1998. На Южном Урале этот вид очень редок и ранее был известен с территории Курганской обл. (Крылов, 1929; Доронькин, 1987) и по сборам начала XX в. из окрестностей г. Троицка (LE). Под названием *I. flavissima* Pall. subsp. *transuralensis* Ugr. приводился также К. А. Угринским для Оренбургской губ. по экземпляру из гербария В. М. Черняева (Федченко, 1929).

Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó. Территория, подчиненная г. Златоуст, хребет Бол. Таганай, на сырой поляне у тропы в березово-еловом лесу на восточном склоне горы Дальний Таганай, высота около 800 м над ур. м., 2 VIII 1998. Наиболее восточный пункт ареала этого европейского вида на Урале. *D. fuchsii* ценотически связан с широколиственными и горными темнохвойными лесами Южного Урала, а в остальных районах лесной зоны Урала замещается гораздо более обычным *D. hebridensis* (Wilmott) Aver., внешне сходным, но связанным с сосняками и мезотрофными болотами, облесенными сосной (Филиппов, 1997).

Listera cordata (L.) R. Br. Саткинский р-н, 3 км к югу от юго-западной оконечности оз. Зюраткуль, сфагновое болото в долине р. Мал. Кыл, 20 VII 1998; территория, подчиненная г. Златоуст, р. Бол. Киалим в 2 км выше Киалимского кордона, на сфагновом болоте, 3 VIII 1998. Редкий бореальный вид, ранее на Южном Урале был известен в Башкирии на хребте Машак, горах Иремель и Ямантау (Игошина, 1966; Шурова, 1983; Кучеров и др., 1987).

Salix pyrolifolia Ledeb. Верхнеуральский р-н, 2 км к западу от д. Мал. Бугодак, на осоково-гипновом болотце в понижении среди степи, 20 IX 1998. Одно из наиболее южных местонахождений этого довольно редкого на Урале сибирского вида. В пределах лесостепной зоны Южного Урала он отмечался ранее в Баймакском р-не Башкирии под 53° с. ш. (Игошина, 1966).

Minuartia helmii (Fisch. ex Ser.) Schischk. Каслинский р-н, р. Багаряк в 3 км выше д. Колпаково, на левобережных известняковых скалах, 12 VII 1998; Верхнеуральский р-н, 5 км к северо-востоку от оз. Бол. Бугодак, на северном склоне сопки 738 м над ур. м., на затененных скалах, 20 IX 1998. Скальный эндемик Урала, внесенный в «Красную книгу РСФСР» (1988). В Челябинской обл. известен в Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961), окрестностях городов Кыштым и Карабаш, по рекам Ай, Юрюзань, Синара, Миасс, Тогузак. Первое местонахождение расположено на восточном пределе распространения вида.

Noccaea cochleariformis (DC.) A. et D. Löve. Территория, подчиненная г. Кыштым, 2 км к юго-западу от ж.-д. ст. Тюбук, скалы на вершине сопки, 14 VI 1998. На Южном Урале этот реликтовый вид ранее был известен только из 2 местонахождений — на горах Егозинской и Сугомак близ г. Кыштым (Горчаковский, 1969).

Saxifraga spinulosa Adams. Верхнеуральский р-н, 5 км к северо-востоку от оз. Бол. Бугодак, на вершине сопки 738 м над ур. м., в каменистой степи, 20 IX 1998. Преимущественно восточносибирский вид, на Южном Урале — реликт, наиболее характерен для полосы горных степей восточного макросклона. В Челябинской обл. он известен по скалам на р. Сим, на хребте Уреньга (Игошина, 1966) и близ оз. Зюраткуль. Большинство южноуральских местонахождений расположено в сопредельных районах Башкирии (Учалинском и Абзелиловском).

Alchemilla amphipsila Juz. Саткинский р-н, оз. Зюраткуль, Каменный мыс, на береговом откосе у края елового леса, 720 м над ур. м., 21 VII 1998. Первая находка на Южном Урале вида, который до сих пор считался высокогорным эндемиком Северного (хребет Еловский Урал) (Игошина, 1966) и северной части Среднего Урала (хребет Басеги), а вне высокогорий был однажды найден в Пермском Предуралье (Овеснов, 1997).

A. iremelica Juz. Саткинский р-н, юго-восточный склон хр. Зюраткуль, к западу от п. Зюраткуль, подгольцовый луг, около 900 м над ур. м., 29 V 1997. Высокогорный эндемик Южного (гора Иремель) и Среднего Урала (гора Ослянка). В Челябинской обл. обнаруживался только на лугах лесного пояса в Ильменском заповеднике (Игошина, 1966).

A. subcrispata Juz. Саткинский р-н, оз. Зюраткуль, у лесной дороги в елово-березовом лесу между пос. Зюраткуль и кордоном Шаровским, 31 V 1997; территория, подчиненная г. Златоуст, северная оконечность хребта Ицыл, на западном склоне к долине р. Бол. Киалим, лесной луг на просеке бывшей ЛЭП, 22 VI 1998. До сих пор этот вид был известен только из классического местонахождения на территории Ильменского заповедника (Юзепчук, 1954), но, очевидно, более широко распространен в лесном поясе горных районов Южного Урала.

Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. Верхнеуральский р-н, 5 км к северо-востоку от оз. Бол. Бугодак, на северном склоне сопки 738 м над ур. м., на мшистых скалах, 20 IX 1998. В сводке С. К. Черепанова (1995) этот вид отнесен к синонимам *P. nivea* L., но в уральской части ареала *P. nivea* и *P. arenosa* ведут себя, как разные виды, различающиеся кроме характера опушения (Юрцев, 1984) также географически и экологически. *P. nivea* встречается исключительно в высокогорьях Северного и северной части Среднего Урала (до хребта Басеги на юге), тогда как все уральские местонахождения *P. arenosa* связаны с полосой горных степей восточного склона Южного Урала. В Челябинской обл. *P. arenosa* ранее был собран близ городов Кыштым (Юрцев, 1984) и Карабаш (Крылов, 1933, приведен как *P. nivea*), на Ильменском хребте (Дорогостайская, 1961, по сборам А. К. Скворцова; приведен под названием *P. nivea*) и к югу от г. Миасс («Известняковые холмы по левому берегу р. Миасс, около 2 км к юго-западу от с. Смородинка, к северу от с. Устиново, 20 V 1995, М. Князев» — SVER), большинство же южноуральских местонахождений расположено в Учалинском р-не Башкирии. Близкородственный вид *P. kuznetzowii* (Govor.) Juz., связанный с известняками по рекам лесной зоны Урала, в Челябинской обл., по-видимому, не встречается (наиболее южные местонахождения на юге Свердловской обл. — в бассейне среднего течения р. Уфы близ г. Красноуфимска и по р. Серга).

P. sericea L. Там же, где предыдущий, в каменистой степи на вершине, 19 IX 1998. Реликт южносибирского происхождения (Горчаковский, 1969), распространен преимущественно в полосе горных степей восточного склона Южного Урала, но по скалам вдоль рек глубоко проникает в таежную зону — до р. Сосьва на севере (Красная.., 1996). В Челябинской обл. известен в Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961), в окрестностях городов Миасс и Кыштым (Игошина, 1966), на Борзовских (Крылов, 1933) и Вишневых горах, в верховьях р. Уй и на скалах по р. Сим.

Rubus sibiricus (Kom.) Sinjkova. Каслинский р-н, 1 км к западу от ж.-д. ст. Маук, скалы на южном склоне горы Маук, 13 VI 1998. Одно из наиболее южных в уральской части ареала местонахождений сибирского равнинного и низкогорного вида, заходя-

щего на Средний Урал. Близкородственный высокогорный вид (или подвид) *R. matsumuranus* Lèvl. et Vaniot (= *R. sachalinensis* Lèvl.) в Челябинской обл. известен на хребте Зигальга близ пос. Тюлюк, где был собран неоднократно (в том числе и нами). Различия между *R. sibiricus* и *R. matsumuranus* на уральском материале выражены довольно нечетко.

Astragalus cicer L. Кизильский р-н, луг в пойме р. Урал у южной окраины с. Кизильское, 19 IX 1998. Хотя этот вид не приводится для Челябинской обл. в «Конспекте бобовых Северной Евразии» (Yakovlev et al., 1996), он, видимо, довольно широко распространен в южных степных районах области.

A. clerceanus Iljin et Krasch. Каслинский р-н, 1 км к западу от ж.-д. ст. Маук, южный склон горы Маук, в сосняке на скалах, 13 VI 1998. Скальный эндемик Среднего и Южного Урала, внесенный в «Красную книгу РСФСР» (1988). На территории области ранее отмечался на Вишневых горах (Горчаковский, 1969) и в Ильменском заповеднике (Дорогостайская, 1961).

A. falcatus Lam. Троицкий р-н, р. Уй в 1.5 км ниже с. Осиповка, каменистая степь на склоне левого берега, 5 VI 1998. В Челябинской обл. вид известен в долинах рек Зауралья (Синара, Багаряк, Увелька), у с. Беликуль Красноармейского р-на (Крылов, 1933), на Вишневых горах и близ г. Миасс. Восточнее обнаружен только в Каргапольском р-не Курганской обл. (Крылов, 1933) и как заносное близ г. Курган и ж.-д. ст. Просвет (Науменко, 1994).

A. helmii Fisch. Кизильский р-н, на южном склоне горы Чека, в каменистой степи, 17 IX 1998. Это местонахождение расположено на восточной границе основного ареала вида, эндемичного для Заволжья, Южного Урала и Северного Казахстана (Горчаковский, 1969). На территории Сибири он обнаружен только в изолированном местонахождении близ устья р. Уй в Курганской обл. (Науменко, 1991).

A. karelinianus M. Pop. Верхнеуральский р-н, 5 км к северо-востоку от оз. Бол. Бугодак, на южном склоне сопки 738 м над ур. м., в каменистой степи, 19 IX 1998. В Челябинской обл. этот эндемик Южного Урала очень редок и до сих пор был известен на Вишневых горах (Горчаковский, 1969), горе Егозинской близ г. Кыштым и на крайнем юго-западе области (Кизильский р-н, гора Чека).

A. tenuifolius L. Троицкий р-н, р. Уй в 2 км ниже пос. Бобровка, каменистая степь на склоне левого берега, 6 VI 1998; Кизильский р-н, правый берег р. Худолаз в 2.5 км ниже моста на шоссе Кизильское—Богдановское, каменистая степь на выходах известняка, 25 V 1998; Кизильский р-н, р. Урал в 2 км ниже с. Кизильское, степной склон левого берега, 16 IX 1998. Довольно редкий на Южном Урале вид (Кучеров и др., 1987) на северо-восточной границе ареала. Восточнее он обнаружен только близ устья р. Уй в Курганской обл., это единственная находка его на территории Сибири (Науменко, 1991).

A. wolgensis Bunge. Совместно с предыдущим в первом местонахождении, 6 VI 1998; Кизильский р-н, 2.5 км к югу от с. Кизильское, на правом берегу р. Урал, каменистая степь на выходах известняка, 24 V 1998. Редкий вид на северо-восточном пределе распространения. Как и предыдущий, восточнее Челябинской обл. найден только близ устья р. Уй в Курганской обл. (Науменко, 1991). Растения с р. Уй уклоняются к близкородственному виду *A. buchtormensis* Pall., замещающему *A. wolgensis* к югу и востоку от ареала последнего.

Hedysarum argyrophyllum Ledeb. Совместно с предыдущим во втором местонахождении, 24 V 1998; Кизильский р-н, правый берег р. Худолаз в 2 км ниже моста на шоссе Кизильское—Богдановское, каменистая степь на выходах известняка, 25 V 1998. Эндемик Южного Урала, очень редко встречающийся на крайнем юге и юго-западе Челябинской обл. (Кизильский, Агаповский, Брединский районы), где проходит северо-восточная граница его ареала.

Ferula caspica Bieb. Кизильский р-н, правый берег р. Урал в 1 км ниже д. Соколки, в каменистой степи над скалами, 25 V 1998. Весьма редкий на Южном Урале вид на северном пределе распространения.

F. tatarica Fisch. ex Spreng. Троицкий р-н, р. Уй в 1.5 км ниже пос. Бобровка, каменистая степь на склоне левого берега, 6 VI 1998. По долине р. Уй проходит

северо-восточная граница ареала вида. На территории Сибири он обнаружен только близ устья р. Уй в Курганской обл. (Науменко, 1994).

Palimbia salsa (L. fil.) Bess. Кизильский р-н, 3 км к югу от с. Кизильское, на правом берегу р. Урал, в типчаковой степи, 25 V 1998. Редкий на Южном Урале вид (Кучеров и др., 1987) на северной границе ареала.

Euphrasia syreitschikovii Govor. Саткинский р-н, гора Бол. Нургуш, склон 22° северной экспозиции, еловое редколесье голубично-зеленомошное в подгольцовом поясе, около 1300 м над ур. м., 14 VIII 1997, П. Куликов, С. Баландин; Катав-Ивановский р-н, северная часть хребта Зигальга, гора Поперечная, на мелкоземе среди камней вершинного плато, 1380 м над ур. м., 30 VIII 1998.

Очанки высокогорий Северного и Южного Урала, имеющие облик раноцветущей расы, обладающие опушением из простых щетинистых волосков и отличающиеся от обычной в высокогорьях северных районов Урала *E. frigida* более крупными венчиками и не увеличивающимися кверху прицветниками, в последнее время были отнесены к виду *E. altaica* Serg. (Цвелев, 1981). Последний был описан из высокогорий Алтая и впервые приведен для Урала М. М. Сторожевой (1971) по сборам с гор Косьвинский и Сухогорский Камни на Северном Урале. Однако все экземпляры очанок из этих местонахождений впоследствии были переопределены М. С. Князевым как *E. frigida*, с чем мы вполне согласны. Очанки высокогорий Южного Урала (горы Иремель, Бол. Шатак, хребты Машак, Аваляк, Нары, Зюраткуль, Зигальга) резко отличаются от североуральских гораздо более крупными венчиками. Они представляют собой высокогорную раноцветущую расу, производную от *E. pectinata* Ten., и имеют, очевидно, южносибирское происхождение. Наряду с очень мелкими растениями (2—6 см выс.) с малым числом (1—3) туповатых зубцов на прицветниках, вполне сходными с *E. altaica*, среди них нередко встречаются экземпляры, признаки которых соответствуют *E. syreitschikovii*. Это более крупные растения (10—15 см выс.) с более длинными и многоцветковыми соцветиями и большим (3—5) числом острых или коротко-остистых зубцов на прицветниках. По нашим наблюдениям, обе эти формы связаны переходами и несомненно представляют собой варианты изменчивости одного вида: более мелкая форма встречается в наиболее суровых условиях верхней части горно-тундрового пояса на обдуваемых вершинах и гребнях хребтов, а более крупная — на защищенных от ветра участках в нижней части горно-тундрового и в подгольцовом поясе. Очевидно, *E. altaica* и *E. syreitschikovii* — связанные с разными высотными поясами формы одного вида, приоритетным названием которого является *E. syreitschikovii*.

В Челябинской обл. этот вид ранее был собран только на хребте Зюраткуль («Уфимская губ., вершина горы Зюраткуль, 21 VIII 1925, А. Носков» — LE). Вопрос о наличии *E. syreitschikovii* на Северном Урале требует специального изучения. В гербарии ИЭРиЖ УрО РАН (SVER) имеется только один сходный с южноуральскими экземпляр с горы Ялпинг-Нер (Ханты-Мансийский авт. округ Тюменской обл.).

Orobanche krylowii G. Beck. Каслинский р-н, 5 км к западу от ж.-д. ст. Маук, верховья р. Кизил (приток р. Уфы), в осиннике, на *Thalictrum minus* L., 14 VI 1998. Редкий вид с малоизученным распространением. В Челябинской обл. ранее указывался для с. Усть-Караболка Каслинского р-на (Крылов, 1939). Имеются также сборы из окрестностей г. Златоуст и Ильменского заповедника (LE).

Galium rivale (Sibth. et Smith) Griseb. Кунашакский р-н, р. Багаряк в 1 км выше д. Усманово, на пойменном лугу у подножия скал, 11 VII 1998. Данное местонахождение расположено на восточном пределе распространения вида. Сведения о произрастании его в Сибири (Алтай) (Крылов, 1939), как установлено в последнее время, относятся к близкому виду *G. pseudorivale* Tzvel., имеющему более южный характер распространения (Наумова, 1996).

Knautia tatarica (L.) Szabò. Территория, подчиненная г. Златоуст, долина р. Бол. Киалим, к востоку от горы Дальний Таганай, в липово-березовом лесу, 2 VIII 1998. Неморальный эндемик Урала и Предуралья (Горчаковский, 1969). Приводимое местонахождение — наиболее восточный пункт его ареала и первая находка его на восточном макросклоне Урала.

Artemisia salsoloides Willd. Карталинский р-н, левый берег р. Карагайлы-Аят, в 1.5 км к северо-востоку от пос. Гражданский, каменистая степь на известняковых буграх, 2 V 1998. Это местонахождение расположено на северо-восточной границе ареала вида, внесенного в «Красную книгу РСФСР» (1988).

Автор выражает искреннюю признательность Н. Н. Цвелеву за проверку правильности определения ряда упомянутых видов и определение × *Agrotrigia kotovii*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е. Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae—Fumariaceae*. М., 1988. С. 132—168.

Габбасов К. К. Сем. *Poaceae* Barnhart — Злаки // Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae—Fumariaceae*. М., 1988. С. 81—132.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.

Дорогостайская Е. В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Тр. Ильмен. гос. заповедника им. В. И. Ленина. Свердловск, 1961. Вып. 8. С. 9—50.

Доронькин В. М. Сем. *Iridaceae* — Ирисовые // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 113—125.

Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135—223.

Ковтонюк Н. К. Сем. *Juncaceae* — Ситниковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 16—43.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области). Екатеринбург, 1996. 279 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Вып. 1—11. Томск, 1927—1949. 3070 с.

Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 204 с.

Науменко Н. И. Интересные флористические находки в Курганской области // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1991. Вып. 3. № 17. С. 42—49.

Науменко Н. И. Флористические находки в лесостепном Зауралье // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 97—102.

Наумова Е. Г. Сем. *Rubiaceae* — Мареновые // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 110—125.

Новиков В. С. Сем. *Juncaceae* Juss. — Ситниковые // Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae—Fumariaceae*. М., 1988. С. 170—176.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. 525 с.

Сторожева М. М. К познанию флоры Кытлымских гор (Урал) // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 2. С. 258—261.

Федченко Б. А. Сем. *Iridaceae* — Касатиковые // Флора юго-востока европейской части СССР: Тр. ГБС. 1929. Т. 40. Вып. 3. С. 407—412.

Филиппов Е. Г. Внутривидовая изменчивость и экология видов рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (сем. *Orchidaceae*) на Урале: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 261 с.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. Род *Euphrasia* L. — Очанка // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 268—281.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шурова Е. А. К флоре горы Иремель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 62—75.

Юзепчук С. В. Новые манжетки европейской части СССР, Сибири и Средней Азии // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. М.; Л., 1954. Т. 16. С. 133—183.

Юрцев Б. А. Potentilla L. — Лапчатка // Арктическая флора СССР. Л., 1984. Вып. 9. Ч. 1. С. 137—234.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia: a checklist. Kew, 1996. 724 p.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 22 III 1999

SUMMARY

Distributional records of 48 rare plant species and one natural hybrid are presented for Chelyabinsk Region. Eight species are new to the flora of Chelyabinsk Region, and three species and one hybrid are new to the South Urals.

УДК 581.9 (571.6)

© М. В. Крюкова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА СРЕДНЕАМУРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

M. V. KRYUKOVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE MIDDLE AMUR LOWLAND

Приведены сведения о находках некоторых редких видов водных и прибрежно-водных растений на Среднеамурской низменности, данные об их распространении, рекомендации по охране.

Ключевые слова: Среднеамурская низменность, редкие виды растений, ареал.

В ходе подготовки Красной книги Хабаровского края автором в течение 1997 и 1998 гг. проводились флористические исследования водоемов Среднеамурской низменности в составе различных отрядов Института водных и экологических проблем ДВО РАН с целью ревизии местообитаний редких видов сосудистых растений и уточнения распространения их в бассейне р. Амур (см. рисунок). При анализе уже опубликованных литературных данных обнаружен недостаток сведений по распространению некоторых редких видов, находящихся в бассейне Нижнего Амура на северном и северо-восточном пределах своего распространения. Собранный материал по биохорологии и экологии видов некоторых растений устраняет имеющиеся пробелы.

Список составлен по варианту системы, предложенной А. Л. Тахтаджяном (Takhtajan, 1980). Номенклатура таксонов соответствует сводке С. К. Черепанова (1995). Гербарные образцы упомянутых в статье видов хранятся в Институте водных и экологических проблем ДВО РАН, дубликаты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (LE).

Brasenia schreberi J. F. Gmel. Редкий реликтовый вид, находящийся в пойме Амура на северо-восточном пределе распространения. Внесен в Красные книги России (1988) и Хабаровского края (1999). На Дальнем Востоке спорадически встречается в старицах бассейнов рек Уссури, Буреи, Тунгуски и в системе Недоступных озер (Нечаев, Павленко, 1967; Харкевич, Качура, 1981; Сапаев, 1983; Цвелев, 1987а). Ревизия местообитаний в пределах Среднеамурской низменности подтвердила произрастание в перечисленных выше пунктах. Мы приводим *B. schreberi* еще для нескольких пунктов.

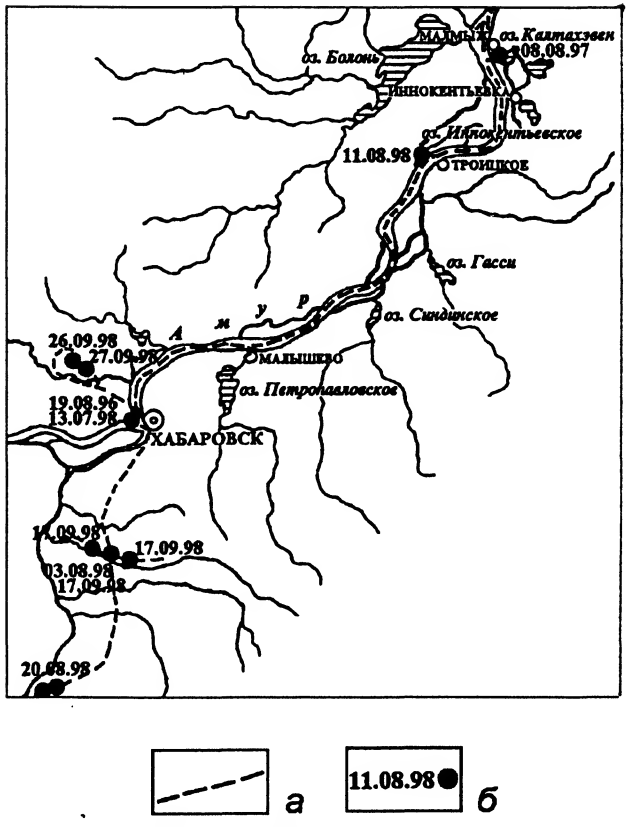
Хабаровский край, район им. Лазо, с. Екатеринославка, система Генеральских озер (пойма р. Кия, правый приток р. Уссури), в воде, 17 IX 1998, М. Крюкова; там же, Нанайский р-н, р. Тунгуска, старица близ залива Джермень, в воде, 26 IX 1998, она же.

Необходимо включение самых северных местообитаний на Недоступных озерах в охранную зону Болоньского государственного природного заповедника.

Euryale ferox Salisb. Находящийся под угрозой исчезновения реликтовый вид (Красная.., 1988, 1999). На Дальнем Востоке отмечен в озерах и старицах речных долин Илистой и Уссури. Северная точка произрастания приводится для окрестностей с. Шереметьево на о-ве Птичьем (Ворошилов, Некрасов, 1954; Павленко, 1971; Цвелев, 1987б). Ревизия местообитания подтвердила присутствие *E. ferox* в протоках и старицах о-ва Птичий. Отмечена тенденция активного расселения растения в старицах и протоках оз. Цветочное и в заливе Широкий Плес в окрестностях с. Шереметьево. Состояние популяций этого вида в указанных местах произрастания устойчивое.

Хабаровский край, Вяземский р-н, окрестности с. Шереметьево, о-в Птичий, старицы и протоки оз. Цветочное, в воде, 20 VIII 1998, С. Шлотгауэр, М. Крюкова; там же, залив Широкий Плес, в воде, 20 VIII 1998, она же.

Местообитания *E. ferox* в окрестностях с. Шереметьево объявлено памятником природы (Кадастр.., 1989).



Карта-схема района исследований.

а — маршруты, *б* — дата и место сбора.

Nuphar japonica DC. Редкий вид, на российском Дальнем Востоке был отмечен только в нескольких точках поймы р. Кии (Нечаев, Павленко, 1969; Цвелев, 1987в). Наблюдается дигрессия вида в нижнем течение р. Кия, связанная с интенсивным сельскохозяйственным освоением этой территории. В среднем течении реки *N. japonica* распространен широко и образует устойчивые сообщества в старицах и заводях на отрезке от с. Полетного до с. Гродеково.

Хабаровский край, район им. Лазо, с. Екатеринославка, система Генеральских озер, в воде, 3 VIII 1998, С. Шлотгауэр, М. Крюкова; там же, с. Георгиевка, старицы, в воде, 17 IX 1998, М. Крюкова; там же, с. Переяславка, заводи р. Кии, в воде, 17 IX 1998, она же; там же, с. Гродеково, старицы и заводи р. Кия, в воде, 17 IX 1998, она же.

Необходима организация памятников природы в местах произрастания вида.

Ceratophyllum oryzetorum Kom. Ранее отмечался на юге Приморского края (Цвелев, 1979, 1987г). Для территории Хабаровского края приводится впервые.

Хабаровский край, Хабаровский р-н, о-в Безымянный близ протоки Пемзенской, оз. Кривое, в воде, 13 VII 1998, М. Крюкова; там же, Нанайский р-н, с. Троицкое, протока Эморон в пойме р. Амур, в воде, 11 VIII 1998, она же.

Рекомендуется для включения в список редких и исчезающих видов Хабаровского края. Необходимы дополнительные исследования экологии и биологии вида, его распространения в бассейне р. Амур.

Nelumbo komarovii Grossh. Восточноазиатский реликтовый вид, находящийся под угрозой исчезновения. На российском Дальнем Востоке встречается на юге Приморского края, в бассейнах рек Уссури и Амура. В пределах Среднеамурской низмен-

ности проходит северо-восточная граница его ареала (Копылова, 1954; Павленко, 1977; Мельникова, Михайлов, 1982; Цвелев, 1987д). В последнее время наблюдается тенденция сокращения местонахождений вида: *N. komarovii* исчез из водоемов на Уссурийских островах в пойме Амура в окрестностях г. Хабаровска, сел Шереметьево, Лончаково, Виноградовки в пойме р. Уссури (Бикинский и Вяземский районы Хабаровского края). Исследования состояния *N. komarovii* на оз. Кривое (о-в Безымянный близ Пемзенской протоки) в период 1996—1998 гг. показали, что наблюдается дигрессия этого редкого вида растения. Основными лимитирующими факторами являются рекреационная нагрузка (прежде всего это сборы на букеты), истребление побегов и плодов ондатрой, участившиеся паводки на р. Амур. Необходима организация ботанического заказника на о-ве Безымянном для сохранения целого комплекса редких реликтовых видов — *N. komarovii* Grossh., *Trapella sinensis* Oliv., *Nuphar pumila* (Timm.) DC., *Nymphaea tetragona* Georgi, *Monochoria korsakowii* Regel et Maack.

Хабаровский край, Хабаровский р-н, о-в Безымянный близ протоки Пемзенской, оз. Кривое, в воде, 19 VIII 1996, М. Крюкова; там же, 29 VII 1997, 25 VII 1998, она же.

Phyllanthus ussuriensis Rupr. et Maxim. Редкий, уязвимый вид на северном пределе своего распространения. Включен в Красную книгу Хабаровского края (1999), рекомендуется для внесения в Красную книгу Российской Федерации. На российском Дальнем Востоке распространен только в его южной части. Самыми северо-восточными считались места обитания вида в пойме р. Уссури и ее притоков (Безделева, 1991; Мельникова, 1993). Новые пункты, обнаруженные нами, являются наиболее северными на Нижнем Амуре и позволяют передвинуть этот отрезок границы ареала вида еще на 150 км и более на север.

Хабаровский край, Нанайский р-н, с. Верхний Нерген, оз. Калтахэвэн, на галечных отмелях, 8 VIII 1997, М. Крюкова.

Необходимы дополнительные исследования северных популяций вида и выявление новых мест обитания.

Aldrovanda vesiculosa L. Редкий, реликтовый вид, включенный в Красные книги России (1988) и Хабаровского края (1999). В пределах российского Дальнего Востока распространение вида приурочено к бассейну р. Амур, где он развивается в старицах приустьевых участков рек Уссури, Зеи, Буреи. В пределах Среднеамурской низменности *A. vesiculosa* встречается в водоемах поймы правых притоков р. Уссури — рек Бикин, Хор, Кия, как отмечалось ранее (Харкевич, Качура, 1981; Шлотгауэр, 1985; Харкевич, 1995). Обнаруженное нами местонахождение в пойме р. Тунгуски — самый северо-восточный пункт в пределах ареала вида.

Хабаровский край, Нанайский р-н, р. Тунгуска, залив Джермень, старицы, в воде, 26 IX 1998, М. Крюкова; там же, оз. Земнопольское, старицы, в воде, 26 IX 1998, она же; там же, оз. Длинное, в воде, 27 IX 1998, она же.

Рекомендуется объявить ботаническими памятниками природы местообитания *A. vesiculosa* в пойме р. Тунгуски.

Butomus umbellatus L. Местообитания данного вида на российском Дальнем Востоке приурочены к долине р. Амур между Зеей и Буреей, а также к югу Приморского края. В Хабаровском крае ранее был отмечен только в приустьевой части р. Чирки (Мельникова, 1985, 1993; Цвелев, 1987е). Нами выявлено еще одно местопроизрастание вида в пойме р. Кия (правый приток р. Уссури).

Хабаровский край, район им. Лазо, с. Переяславка, р. Кия, песчано-галечные отмели, 03 VIII 1998, М. Крюкова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Phyllanthus ussuriensis Rupr. et Maxim. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. Т. 5. С. 174—175.

Ворошилов В. Н., Некрасов А. А. Дальневосточная эвриала // Природа. 1954. № 10. С. 63—65.

Кадастр охраняемых природных территорий Хабаровского края. Хабаровск, 1989. 23 с.

Копылова А. А. Лотос на Дальнем Востоке // Природа. 1954. № 12. С. 105—106.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Красная книга Хабаровского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск, 1999. 464 с.

Мельникова А. Б. Редкие виды сосудистых растений Большехехцирского заповедника и его охранной зоны // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. С. 36—40.

Мельникова А. Б. Сосудистые растения Большехехцирского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1993. Вып. 52. 90 с.

Мельникова А. Б., Михайлов Н. В. Лотос Комарова // Редкие растения и животные Хабаровского края. Хабаровск, 1982. С. 15—19.

Нечаев А. П., Павленко Г. Е. Brasenia schreberi Gmel. в Хабаровском крае // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 12. С. 1795—1798.

Нечаев А. П., Павленко Г. Е. Nuphar japonicum DC. на юге Хабаровского края // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 6. С. 931—933.

Павленко Г. Е. Редкое водное растение Дальнего Востока // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наука. 1971. Вып. 3. № 15. С. 162—163.

Павленко Г. Е. Лотос Комарова на северной границе ареала // Флора Дальнего Востока. Благовещенск, 1977. С. 55—60.

Сапаев В. М. Новые местонахождения *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. в Приамурье // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 680—692.

Харкевич С. С. Aldrovanda vesiculosa L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1995. Т. 7. С. 240.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 231 с.

Цвелев Н. Н. Заметки о некоторых водных растениях Дальнего Востока // Новости сист. высш. раст. 1979. Т. 16. С. 207—211.

Цвелев Н. Н. Brasenia schreberi J. F. Gmel. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987а. Т. 2. С. 23.

Цвелев Н. Н. Euryale ferox Salisb. // Там же. 1987б. С. 26—28.

Цвелев Н. Н. Nuphar japonica DC. // Там же. 1987в. С. 25—26.

Цвелев Н. Н. Ceratophyllum oryzetorum Kom. // Там же. 1987г. С. 28—29.

Цвелев Н. Н. Nelumbo komarovii Grossh. // Там же. 1987д. С. 29—30.

Цвелев Н. Н. Butomus umbellatus L. // Там же. 1987е. С. 301—303.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Шлотгауэр С. Д. Редкие виды сосудистых растений Хабаровского края // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. С. 58—80.

Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. rev. 1980. Vol. 43. N 3. P. 225—359.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
Хабаровск

Получено 10 III 1999

SUMMARY

Rare species of aquatic and riparian plants (*Brasenia schreberi, Nuphar japonicum, Nelumbo komarovii, Aldrovanda vesiculosa, Phyllanthus ussuriensis* and others) are reported for the Middle Amur lowland. The data on their distribution, and recommendations for their preservation are given.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9:502.75

© В. Г. Сергиенко

РЕДКИЕ И ПОДЛЕЖАЩИЕ ОХРАНЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ НЕНЕЦКОГО АВТОНОМНОГО ОКРУГА

V. G. SERGIENKO. RARE AND ENDANGERED PLANT SPECIES FROM NENETS AUTONOMOUS DISTRICT

Проанализированы данные о редких и подлежащих охране растениях Ненецкого автономного округа Архангельской обл. приведено 145 редких видов, нуждающихся в охране в пределах рассматриваемого региона. Даны краткие рекомендации по отбору растений для Красных книг.

Ключевые слова: охрана растений, редкие и охраняемые виды, Красная книга.

В последнее время опубликован ряд региональных Красных книг и аннотированных списков редких и нуждающихся в охране растений, в том числе и северных территорий Европейской России: Урала и Приуралья (Горчаковский, Шурова, 1982), Республики Коми (Лащенкова, Железнова, 1982), Мурманской (Редкие.., 1990) и Вологодской областей (Суслова и др., 1991), Карелии (Красная.., 1995). «Красная книга Архангельской области» (Мироненко, 1995), основой для растений которой послужил список растений, составленный В. М. Шмидтом и Е. В. Симачевой (1984), содержит сведения об охране редких и реликтовых видов, встречающихся в основном в ее лесной части, редкие виды тундровых районов приведены в работах автора (Сергиенко, 1997, 1999). Флора Ненецкого автономного округа заслуживает особого внимания при подготовке Красной книги этого региона.

При составлении обобщенного списка редких и подлежащих охране видов растений мы основывались на ряде источников по отдельным территориям. Были учтены запад Ненецкого автономного округа (Шмидт, Сергиенко, 1986; Сергиенко, 1986), восток Большеземельской тундры (Ребристая, 1977, Кулиев, Морозов, 1991; Морозов, Кулиев, 1990), о. Вайгач (Железнова, Лавренко, 1981; Морозов, Кулиев, 1994), о. Колгуев (Сафронова, 1990), а также данные о местонахождениях редких видов из других районов (Мартыненко, Лащенкова, 1984; Сергиенко, Симачева, 1985; Шмидт, 1989; Науменко, 1990; Мироненко, 1991). Использовались также данные «Флоры северо-востока европейской части СССР» (1974—1977) и «Арктической флоры СССР» (1960—1987).

На территории Ненецкого автономного округа многие редкие виды отмечены в одном или нескольких (до 10) местонахождениях, встречаются рассеянно или находятся в краевых частях ареала, и поэтому их популяции подвержены вымиранию либо по естественным причинам, либо из-за вмешательства человека. Виды, имеющие границы расселения и отмеченные в отрыве от основной части ареала, пока еще не находятся под угрозой вымирания, но состояние их популяций внушает опасение. Они нуждаются в биологическом надзоре. В перечень редких видов, нуждающихся в охране, внесены лекарственные, декоративные, некоторые эндемичные виды и субэндемики. В список включены редкие и пограничные виды из тундровых районов и виды, собранные в последнее время на арктических островах и тундровом северо-востоке России.

В список редких и охраняемых растений включены 45 видов. Расположение семейства и родов дано в том же порядке, что и во «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977). После каждого вида приведена формула охраны с указанием категорий (индексов), принятых Комиссией МСОП и условные обозначения, использованные ранее для характеристики редких и подлежащих охране видов (Шмидт, Симачева, 1984; Шмидт, Сергиенко, 1986). Номенклатура таксонов (за отдельным исключением) процитирована по работе С. К. Черепанова (1995), поэтому названия видов приводим без указания авторов.

В формуле охраны приняты следующие условные обозначения.

А — виды, включенные в Красную книгу Архангельской области (Мироненко, 1995); *К* — виды, занесенные в Красные книги СССР (1975) и РСФСР (1988), а также виды, рекомендованные к охране на севере Европейской России и включенные в региональные списки редких и исчезающих видов флоры арктических районов и севера европейской части СССР, приведенные в книге «Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (1981); I—IV — группы охраны (по классификации МСОП); *Р* — редкий вид; *С* — вид специфических местообитаний; *Л* — лекарственное растение; *Д* — декоративное растение; *Э* — эндемик или субэндемик Европейско-Западносибирской (Ненецкой) провинции Арктической флористической области (Юрцев и др., 1987) или Северо-Востока европейской части России; *Г* — вид, находящийся на восточной, западной, северной или южной границе ареала или вблизи этих границ в отрыве от основного ареала.

Athyriaceae: *Athyrium distentifolium* — А, II, Р; *Cystopteris dickieana* — II, С, Г.

Aspidiaceae: *Gymnocarpium dryopteris* — К, II, Г.

Ophioglossaceae: *Botrychium boreale* — А, II, Р.

Huperziaceae: *Huperzia selago* — III, Л.

Lycopodiaceae: *Diphasiastrum tristachyum* — II, С, Г; *Lycopodium annotinum* — IV, Г; *L. clavatum* — II, Л, Г.

Selaginellaceae: *Selaginella selaginoides* — IV, Г.

Butomaceae: *Butomus umbellatus* — II, Г.

Poaceae: *Koeleria pohleana* — К, IV, Р, Э; *K. asiatica* — II, Р, Г; *Elymus kronokensis* — III, Р; *Bromopsis pumpelliana* — IV, Р, Г; *Trisetum litorale* — II, Р; *Vahlodea atropurpurea* — III, Р; *Hierochloë pauciflora* — II, Р, Г; *Festuca sabulosa* — А, I, Р; *Poa tanfiljewii* — А, II, Р, С; *Catabrosa aquatica* — А, II, Р; *Phippsia algida* — II, Р, Г; *Pleuropogon sabinii* — II, Р.

Cyperaceae: *Eriophorum brachyantherum* — А, III, Р; *Carex rupestris* — III, Р, Г; *C. obtusata* — А, I, Р, Г; *C. saxatilis* — I, Р; *C. misandra* — II, Р; *C. ledebouriana* — II, Р; *C. bicolor* — А, III, Р; *C. maritima* — III, Р, С; *C. marina* — II, Р.

Juncaceae: *Juncus triglumis* — IV, Р; *Luzula nivalis* — III, Р, Г.

Liliaceae: *Lloydia serotina* — III, Р, Г.

Orchidaceae: *Corallorhiza trifida* — А, III, Г; *Dactylorhiza traunsteineri* — А, К, I, Г.

Polygonaceae: *Rumex insularis* — II, Р, Э.

Chenopodiaceae: *Atriplex nudicaulis* — А, II, Р, С; *Salicornia pojarkovae* — II, Р, Э.

Caryophyllaceae: *Stellaria ciliatosepala* — II, Р, Г; *S. edwardsii* — III, Р, Г; *Cerastium maximum* — II, Р, Г; *C. semidecandrum* — А, II, Р; *C. regelii* — III, Р, Г; *Minuartia stricta* — II, Р, Г; *M. macrocarpa* — II, Р, Г; *Arenaria pseudofrigida* — А, II, Р, С; *Eremogone saxatilis* — III, Р, Г; *Viscaria alpina* — II, Р, С; *Silene paucifolia* — III, Р; *Lychnis samojedorum* — А, II, Р; *Gastrolychnis apetala* — III, Р; *G. affinis* — III, Р.

Paeoniaceae: *Paeonia anomala* — А, К, II, Д.

Ranunculaceae: *Trollius apertus* — III, Р, Д, Г; *Delphinium cryophilum* — II, Р, Д, Э; *D. middendorffii* — I, Р; *Ranunculus reptabundus* — А, II, Р; *R. nivalis* — III, Р; *R. affinis* — I, Р; *R. sulphureus* — II, Р; *Thalictrum alpinum* — А, IV, Р.

Papaveraceae: *Papaver polare* — II, Р; *P. lapponicum* subsp. *jugoricum* — III, Р.

Brassicaceae: *Braya purpurascens* — II, P; *Cardamine macrophylla* — A, I, P; *C. bellidifolia* — II, P; *Cardaminopsis septentrionalis* — III, P; *Neuroloma nudicaule* — K, II, P, Г; *Draba subcapitata* — I, P; *D. oblongata* — I, P; *D. kjellmanii* — K, I, P, Э; *D. glacialis* — III, P, Г; *D. nivalis* — III, P, Г; *D. incana* — A, III, P; *Cochlearia groenlandica* — IV, P, C; *Subularia aquatica* — A, II, P, C.

Crassulaceae: *Rhodiola rosea* — A, K, III, Л, Д; *R. arctica* — II, P, Л, Д.

Saxifragaceae: *Saxifraga tenuis* — III, P, Г; *S. stellaris* — IV, P, Г, C; *S. aizoides* — A, II, P, C; *S. sibirica* — I, P; *S. oppositifolia* — K, III, P, Г; *Chrysosplenium tetrandrum* — II, P, Г.

Rosaceae: *Potentilla pulchella* — II, P; *P. kuznetzowii* — K, III, P, Г; *P. stipularis* — III, P, Г; *P. hyparctica* — II, P, Г; *P. gelida* — II, P, Г; *Dryas punctata* — A, K, I, P, C; *D. octopetala* — A, K, III, C, Г; *Cotoneaster melanocarpus* — A, II, P, Г; *C. uniflorus* — A, II, P, Г.

Fabaceae: *Astragalus grigorjewii* — I, P, Э; *A. gorodkovii* — I, P, Э; *A. umbellatus* — IV, P, Г.

Violaceae: *Viola macroceras* — II, P, Э.

Onagraceae: *Epilobium davuricum* — A, III, P; *E. alsinifolium* — A, I, P, C; *E. anagallidifolium* — IV, P, Г.

Hippuridaceae: *Hippuris lanceolata* — A, II, P, C.

Apiaceae: *Pleurospermum uralense* — A, III, P, C, Г; *Seseli condensatum* — A, II, P; *Conioselinum boreale* — A, K, II, P.

Pyrolaceae: *Orthilia obtusata* — III, P, Г.

Ericaceae: *Phyllodoce coerulea* — IV, P, Г, Д; *Cassiope tetragona* — I, P.

Primulaceae: *Primula farinosa* — A, II, P; *P. stricta* — K, IV, P, Г; *Androsace bungeana* — III, P, Г; *A. triflora* — II, P; *Cortusa matthioli* — A, IV, Г.

Gentianaceae: *Gentiana verna* subsp. *arctica* — A, K, IV, Э; *Gentianopsis detonsa* — A, K, III, P, C; *Gentianella aurea* — I, P; *Lomatogonium rotatum* — A, K, III, P.

Scrophulariaceae: *Veronica spicata* — I, P, C, Г; *Lagotis hultenii* — III, P, Г, Э; *Castilleja lapponica* — III, P, Д; *Pedicularis amoena* — II, P, Г; *P. hirsuta* — IV, P, Г; *P. labradorica* — IV, P, Г; *P. uralensis* — A, II, P, C, Г; *P. dasyantha* — K, II, P.

Lentibulariaceae: *Pinguicula villosa* — K, IV, P, C; *P. alpina* — A, K, III, P, C.

Rubiaceae: *Galium densiflorum* — I, P.

Campanulaceae: *Campanula uniflora* — II, P.

Asteraceae: *Antennaria villifera* — II, P; *A. alpina* — II, P; *Erigeron borealis* — A, K, IV, Г; *E. eriocalyx* — IV, Г; *E. eriocephalus* — III, Г; *Artemisia norvegica* — I, P; *A. borealis* — II, P, C; *Arnica iljinii* — III, P, Г, Д; *Senecio resedifolius* — IV, P, Г; *S. tundricola* — II, P, Г; *Ligularia arctica* — IV, P, Г; *Taraxacum perfiljewii* — A, III, P, Э; *T. tundricola* — K, II, P, Э; *Crepis chrysantha* — A, II, P; *C. nigrescens* — A, III, P, Э; *C. multicaulis* — A, III, P.

В список включены такие виды, занесенные в Красные книги СССР (1975) и (1988), как *Dactylorhiza traunsteineri*, *Paeonia anomala*, *Rhodiola rosea* и *Conioselinum boreale*, а также 17 видов региональных списков редких и исчезающих видов арктических районов и севера европейской части России (Редкие.., 1981), которые нуждаются в охране. К ним относятся *Draba kjellmanii*, *Saxifraga oppositifolia*, *Potentilla kuznetzowii*, *Neuroloma nudicaule*, *Primula stricta*, *Lomatogonium rotatum*, *Pedicularis dasyantha*, *Pinguicula villosa*, *P. alpina*, *Taraxacum tundricola*, *Erigeron borealis* и др. Из Красной книги Архангельской обл. в список вошли 44 вида, которые нуждаются в охране на территории Ненецкого округа (они отмечены знаком «*»).

Группа циркумполярных арктических и арктоальпийских видов, приведенных в списке, встречается в тундровых районах северо-востока европейской части России от о-ва Колгуева или Малоземельской тундры до Югорского п-ова и о-ва Вайгача. Они не заходят в лесные районы области и находятся на южной границе расселения. Это *Luzula nivalis*, *Stellaria edwardsii*, *Carex rupestris*, *Pedicularis hirsuta* и др. Часть видов из этой же группы отмечены на Вайгаче и в Большеземельской тундре: *Carex misandra*, *Lloydia serotina*, *Cerastium regelii*, *Ranunculus affinis*, *Braya purpurascens*,

Gastrolychnis apetala, *Cardamine bellidifolia*, а некоторые на крайнем востоке Большеземельской тундры: *Cerastium maximum*, *Draba oblongata*, *Cassiope tetragona*. Только на Вайгаче встречаются *Carex marina* и *Potentilla pulchella*.

Очень редкие виды (преимущественно сибирского происхождения) найдены на востоке Большеземельской тундры и в бассейне Кары: *Minuartia macrocarpa*, *Stellaria ciliatosepala*, *Delphinium middendorffii*. Ряд редких сибирских видов заходит из сибирской Арктики на восток Большеземельской тундры и на Вайгач: *Koeleria asiatica*, *Silene paucifolia*, *Minuartia stricta*, *Cardaminopsis septentrionalis*, *Pedicularis dasyantha*, *Androsace triflora*.

Некоторые виды из группы арктического флористического комплекса заходят в более северные широты (например, на п-ов Ямал) и являются там редкими, нуждающимися в охране (Ребристая, 1992). Среди них *Gastrolychnis apetala*, *Elymus kronokensis*, *Delphinium middendorffii*, *Orthilia obtusata*, *Primula stricta*, *Epilobium anagallidifolium*, *Lychnis samojedorum*.

Из видов арктического (в широком понимании) флористического комплекса можно отметить редкие виды, заходящие в таежные районы Архангельской обл. на специфические местообитания и имеющие здесь южные пределы распространения: *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga aizoides*, *Phippsia algida*, *Orthilia obtusata*.

Западные для округа арктические виды образуют восточные границы ареала. Только на Канине отмечены виды *Carex saxatilis*, *Viscaria alpina*, *Gentianella aurea*, *Antennaria alpina*, а также горный амфиатлантический вид *Athyrium distentifolium*. Они имеют фенноскандинавские географические связи. До Печоры доходят *Saxifraga stellaris* и *Phyllodoce coerulea*. Часть видов относится к прибрежноводным растениям, приуроченным к условиям засоленности морского побережья Белого и Баренцева морей и встречается на территории Ненецкого округа только на Канине: *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia pojarkovae*, *Ranunculus reptabundus*.

К числу редких растений, подлежащих особой охране на территории округа, относятся эндемики (и субэндемики) (*Koeleria pohleana*, *Astragalus gorodkovii*, *A. grigorjewii*, *Gentiana verna* subsp. *arctica*, *Crepis nigrescens*, *Viola macroceras* и др.), реликты и растения, интенсивно истребляемые человеком в лекарственных, декоративных и других целях, или виды, исчезающие в связи с разрушением мест их обитания. Многие из эндемичных видов растут небольшими популяциями (*Astragalus grigorjewii*, *Viola macroceras*, *Rumex insularis*).

Реликтовые виды на территории округа имеют дизъюнктивные ареалы и встречаются довольно редко. Изолированность отдельных частей их ареала в нестандартных условиях приводит к дальнейшему сокращению популяций. Эндемичные и реликтовые виды в целом представляют большой интерес в рассмотрении вопросов истории формирования современной флоры и растительности севера Европейской России.

Несколько видов списка являются южными для Ненецкого округа и имеют северные пределы распространения на северо-востоке Европы. К ним относятся *Paeonia anomala*, *Dactylorhiza traunsteineri*. Они приурочены к островным лесам в долинах рек и редколесным сообществам в южных районах округа. Южными являются также редкие для региона сибирские бореальные виды — *Seseli condensatum* и *Pedicularis uralensis*.

При подготовке Красной книги Ненецкого автономного округа необходимо провести ряд подготовительных работ по проверке и выявлению мест и условий произрастания редких и исчезающих видов растений с учетом новейших флористических исследований.

В заключение отметим, что региональные или областные Красные книги должны создаваться совместно с Зелеными книгами редких, уникальных и специфических растительных сообществ и фитоценозов. В эти книги должны быть включены основные объекты охраняемого природного фонда, которые вместе с другими природными (ландшафтными) объектами должны составить сеть охраняемых природных территорий региона. Возможно объединение этих книг в единый кадастр природных и культурно-исторических объектов. При работе над отбором и изучением редких и

исчезающих растений, подлежащих охране и включаемых в Красную книгу, ботаникам, занимающимся охраной растений и природы, необходимо скоординировать свои исследования по выработке единого подхода к этой работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Железнова Г. В., Лавренко А. Н. О новых для острова Вайгач видах растений // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 592—594.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1975. 204 с.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. 286 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Кулиев В. Н., Морозов В. В. Новые данные о распространении сосудистых растений на Пай-Хое и Полярном Урале // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1323—1330.

Лащенкова А. Н., Железнова Г. В. Растения // Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР. Сыктывкар, 1982. С. 38—109.

Мартыненко В. А., Лащенкова А. Н. Флора северо-востока европейской части СССР и ее охрана // Изучение и охрана растительности Севера. Сыктывкар, 1984. С. 5—11.

Мироненко О. Н. Включены в Красные книги // Социально-экономические проблемы европейского Севера. Архангельск, 1991. С. 154—162.

Мироненко О. Н. Высшие растения // Красная книга Архангельской области. Редкие и охраняемые виды растений и животных. Архангельск, 1995. С. 23—137.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Материалы к познанию флоры Югорского полуострова и хребта Пай-Хой // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1603—1610.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Новые виды сосудистых растений для флоры острова Вайгач // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 95—99.

Науменко Н. И. Редкие виды и интересные флористические находки в окрестностях деревни Нюхча Пинежского района Архангельской области // Вестн. ЛГУ. 1990. Вып. 3 (№ 17). С. 37—41.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В. Редкие, нуждающиеся в охране виды растений полуострова Ямал // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 140—144.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. 2-е изд. Мурманск, 1990. 192 с.

Сафронова И. Н. Флора острова Колгуева // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1538—1547.

Сергиенко В. Г. Флора полуострова Канин. Л., 1986. 148 с.

Сергиенко В. Г., Симачева Е. В. Флористические находки в бассейне реки Мезень // Биол. науки. № 4. 1985. С. 65—68.

Сергиенко В. Г. Вопросы формирования сети охраняемых природных территорий и предложения к проекту Красной книги редких растений Архангельской области. М., 1997. 75 с. Деп. в ВИНИТИ 22. 12. 97, № 3725-В 97.

Сергиенко В. Г. Редкие виды растений тундровых районов, рекомендуемые для включения в Красную книгу Архангельской области // Проблемы охраны и изучения природной среды русского Севера. Архангельск, 1999. С. 84—86.

Суслова Т. А., Антонова В. И., Ахмова Л. Л. Редкие и охраняемые растения Вологодской области. Вологда, 1991. 48 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974—1977. Т. 1—4.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шмидт В. М., Симачева Е. В. Материалы к охране флоры Архангельской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. № 9. С. 30—54.

Шмидт В. М., Сергиенко В. Г. Виды высших растений, рекомендуемые к охране на территории запада Ненецкого автономного округа // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1986. № 1. С. 100—102.

Шмидт В. М. Основные итоги изучения флоры Архангельской области // Флористические исследования и требования ботаников в связи с перестройкой высшей школы. Владивосток, 1989. С. 26—40.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Санкт-Петербургский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства

Получено 12 IV 1999

SUMMARY

Data on rare and endangered plants from Nenets Autonomous District of Arkhangelsk Region have been analysed. 145 species are suggested for protection in the region. Examples of frontier, rare, endemic, relict, medicinal and ornamental plants are given as well as of plants whose classical sites are in this region. Brief recommendations on selecting species for Red Data Books are given.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47+57):58

ВЛАДИМИР СЕРГЕЕВИЧ НОВИКОВ
(к 60-летию со дня рождения)

I. A. GUBANOV, R. V. KAMELIN, A. K. SKVORTSOV. VLADIMIR SERGEEVICH NOVIKOV (ON THE OCCASION OF HIS 60TH BIRTHDAY)

6 ноября 2000 г. — юбилей известного московского ботаника, члена Совета Русского ботанического общества Владимира Сергеевича Новикова. Он родился в Москве, и вся его жизнь связана с этим городом. Здесь он закончил в 1958 г. среднюю школу и поступил в Московский областной педагогический институт им. Н. К. Крупской (МОПИ) на естественно-географический факультет. Уже в студенческие годы он обратил на себя внимание замечательного ученого и педагога Василия Сергеевича Говорухина (1903—1970), заведовавшего в то время в МОПИ кафедрой физической географии и геологии, где он вел ботанические дисциплины. Первая печатная научная работа В. С. Новикова, появившаяся еще в студенческие годы (1962), написана в соавторстве с Говорухиным. Естественно, он и стал научным руководителем Новикова, зачисленного в аспирантуру МОПИ в 1963 г. по окончании института с «красным дипломом».

Кафедра Говорухина в 1960-е гг. наряду с другими работами проводила геоботаническое обследование лугов и болот в ряде районов Подмосковья. В. С. Новиков, привлекавшийся с 4-го курса к проведению полевой практики студентов по ботанике, был активным участником геоботанической экспедиции. Ему было поручено заняться систематикой осок — одного из главных компонентов луговой и болотной растительности, но в действительности произошел крен в сторону изучения биологии, морфологии и географии осок. Этому в немалой степени способствовало знакомство и общение В. С. с Ю. Е. Алексеевым, также изучавшим биологию и морфологию осок. В итоге В. С. успешно справился с поручением, стал (и остается до сих пор) авторитетным знатоком трудного для распознавания конкретных видов рода *Carex* L., в частности его восточноевропейских (особенно среднерусских) представителей. Он автор многочисленных публикаций, посвященных разным аспектам изучения осок. Вместе с Ю. Е. Алексеевым он создал превосходный определитель осок по вегетативным органам (1971), а в серии «Биологическая флора Московской области» опубликовал в соавторстве с коллегами обстоятельную сводку о среднерусских осоках (1980). Диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук «Род *Carex* во флоре Московской области (вопросы биоморфологии, анатомии, систематики и географии)» В. С. защитил в 1968 г.

По окончании аспирантуры в 1966 г. В. С. пришлось в течение года работать во Всесоюзном институте электрификации сельского хозяйства в должности младшего научного сотрудника. В ноябре 1967 г. он был принят на работу в Ботанический сад Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ), где и трудится непрерывно по сей день.

В. Н. Тихомиров (1932—1998), пригласивший его в МГУ, занимал по совместительству пост директора Ботсада. Он возложил на В. С. обязанности ученого секретаря, а после защиты диссертации — заместителя директора по научной работе.

Тандем Тихомиров—Новиков оказался исключительно удачным, целое десятилетие эта пара эффективно руководила научной и просветительской деятельностью коллектива сада, причем на В. С. пала основная часть «бумажной» планово-отчетной и текущей организационной деятельности. В 1988 г. Тихомиров оставил директорство, его преемником стал В. С. Новиков. Под его руководством в настоящее время осуществляется разработанный совместно с В. Н. Тихомировым проект реконструкции филиала Ботсада МГУ, расположенного практически в центре современной Москвы.

Административные посты, которые занимал и занимает В. С., естественно, поглощают массу рабочего времени. Тем не менее юбиляр так сумел наладить свой режим, что все годы работы в МГУ он не оставался «без поля», экспедиционные выезды занимают видное место в его жизни. Причем он не ограничивается Подмосковьем и Средней Россией, хотя и отдает приоритет этому региону как наиболее доступному для кратковременных и более продолжительных экскурсий. В. С. плодотворно поработал и в весьма отдаленных пунктах России, в частности на Соловецких о-вах, в Приамурье, на Хибинах, а также за рубежом, например в Италии и Турции.

После защиты кандидатской диссертации внимание В. С. постепенно переключилось с осоковых на другие группы растительного царства. С 1967 г. Ботсад МГУ с участием сотрудников других подразделений Биофака предпринял широкие исследования растительного покрова Мещерской низменности, занимающей Окско-Клязьминское междуречье в пределах Владимирской, Московской и Рязанской областей. В. С. стал не только активным участником экспедиционных работ, но и основным организатором их (вместе с В. Н. Тихомировым). Научная продукция экспедиции оказалась достаточно весомой. В обширной серии статей обнародованы многочисленные флористические новинки как для отдельных областей, так и для всей Средней России. Опубликованы и итоговые сводки: «Конспект флоры Рязанской Мещеры» (1975), удостоенная премии Московского общества испытателей природы, «Определитель растений Мещеры» в 2 частях (1986—1987) и др. Затем пришел черед и создания новейшей сводки «Флора Липецкой области» (1996). Естественно, участие В. С. в подготовке всех этих публикаций было самым деятельным. Он обработал в них большое число групп, в том числе сложнейших. Кроме осоковых, ситниковых и др. ему принадлежат, например, обработки рода *Hieracium*.

Со студенческих и аспирантских лет В. С. развивался как флорист и систематик растений. Он любит экскурсировать и собирать гербарий. «Острый глаз», любовь к растениям, отменное знание флоры позволяют ему выискивать флористические новинки даже в самых вроде бы хорошо изученных местах. Мещерская экспедиция воочию показала, что Россия обрела в лице В. С. талантливого и увлеченного флориста.

Исключительно важную роль играл В. С. и в создании целой серии учебных пособий, созданных коллективом ботаников МГУ. Он один из основных авторов трех вариантов Определителя сосудистых растений Средней России (1981, 1992, 1995) и оригинального «Школьного атласа-определителя высших растений», выдержавшего 2 издания (1985, 1991), популярной сводки «Дикорастущие полезные растения» (1987, 1993), справочника «Луговые травянистые растения» (1989). Отметим попутно, что авторам «Определителя сосудистых растений Центра Европейской России» (1995), в том числе и Новикову, присуждена первая премия Московского общества испытателей природы (МОИП). В настоящее время В. С. со своим коллективом заново исследует флору островов Соловецкого архипелага. Уже сейчас ясно, насколько много нового было собрано экспедициями Ботанического сада МГУ в этом довольно неплохо изученном районе. Для одного из островов — Большой Муксалмы — флористический список уже опубликован (1996), для другого — Анзера — публикуется. Составлен и основной обширный список видов флоры Соловков, который постепенно пополняется.

Для углубленных морфологических и систематических исследований наряду с осоками В. С. избрал семейство ситниковых. Со временем сем. *Juncaceae* стало основным объектом его таксономических исследований. В 1990 г. В. С. защитил

диссертацию «Ситниковые (*Juncaceae* Juss.) СССР и сопредельных территорий» на соискание ученой степени доктора биологических наук. И если его можно числить знатоком осок в ряду других отечественных авторитетов (Т. В. Егоровой, Ю. Е. Алексеева, Л. И. Малышева, А. Е. Кожевникова и др.), то по глубине и обширности знаний ситниковых, вероятно, он сейчас не имеет себе равных в нашей стране. Не случайно его пригласили обработать *Juncaceae* в таких авторитетных сводках, как «Флора европейской части СССР» (1976), «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985), «Конспект флоры Кавказа». В виде статей опубликованы обработки ситниковых и многих других регионов нашей страны и зарубежья, в частности Монголии.

В. С. Новиковым описано 12 новых для науки таксонов, предложено более 90 номенклатурных комбинаций. Им установлены морфологические ряды признаков и предложена оригинальная схема эволюции родов в сем. *Juncaceae*. Разработаны общие принципы систематики ситниковых и на их основе новые системы родов *Juncus* и *Luzula*. В настоящее время В. С. активно участвует в проекте мировой флористической сводки «Flora of the World»: вместе с группой зарубежных коллег (всего 17 исполнителей) обрабатывает *Juncaceae*. Закономерным признанием В. С. как знатока ситниковых явилось и наименование одного вида в его честь — *Juncus novikovii* Khokhr.

Как ближайший помощник В. Н. Тихомирова, В. С. Новиков давно занимается и природоохранной деятельностью, причем вместе с ним работает небольшая, но исключительно деятельная группа сотрудников Ботсада МГУ, специализирующаяся на охране редких растений в природе и культуре. В настоящее время В. С. — председатель секции семенных растений Комиссии по редким видам животных, растений и грибов при Госкомэкологии РФ. Ему принадлежит видная роль в создании и публикации «Красной книги Московской области». Сейчас он активно включился в подготовку нового издания «Красной книги Российской Федерации», приняв на себя обязанности, которые раньше выполнял В. Н. Тихомиров.

Давно работая в Ботаническом саду, В. С. Новиков занимается и непосредственно интродукцией растений. Особо следит он за сохранением коллекции сортов сирени, но, как и положено директору сада, он постоянно направляет и всю интродукционную работу в саду, а также представительствует во многих советах как интродуктор. Он много лет входит в Совет ботанических садов России, а в 1995 г. на него возложены обязанности председателя Совета ботанических садов Центра Европейской России. Входит он и в состав бюро Научного совета РАН по ботанике. Состоит членом специализированных советов по защите докторских и кандидатских диссертаций по ботанике и микологии при Биофаке МГУ и при Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН.

Наряду с серьезной научной работой и многотрудными административными обязанностями В. С. находит время и для педагогической работы. Он постоянно руководит курсовыми, дипломными и аспирантскими работами; разработал и читает на кафедре высших растений МГУ спецкурсы «Морфология и систематика ситниковых и осоковых» и «Местная флора»; ведет летнюю практику. Не забывает он и «альма матер»: периодически читает лекции и ведет занятия в Московском областном педагогическом институте (ныне областном педагогическом университете).

В. С. — активный член Московского общества испытателей природы (МОИП), в составе которого состоит с 1968 г., и Русского ботанического общества, в которое был принят в 1973 г. В 1997 г. он избран членом-корреспондентом Российской академии естественных наук (РАЕН). Еще ранее его научные заслуги дважды отмечались медалями ВДНХ (серебряной и бронзовой). Награжден медалью в память 850-летия Москвы.

Свое 60-летие юбиляр встречает в полном расцвете творчества. Мы, знающие его давно и достаточно близко, имеем основания утверждать, что работать с В. С. легко, а общаться приятно. Круг его интересов широк, знания обширны, доступен он для всех без исключения, а в обращении чрезвычайно прост. В. С. обладает изрядной

способностью с юмором относиться к житейским тяготам и особым зарядом оптимизма. Поэтому он уже многие годы постоянно работает в коллективах, в немалой степени способствуя тому, что и коллективы эти весьма постоянны в составе.

Пожелаем ему доброго здоровья и успехов во всех начинаниях, а их у него сейчас множество, в том числе и архиважных. Надеемся, что к нашим пожеланиям присоединится великое множество коллег, знающих В. С. Новикова.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. С. НОВИКОВА

1962. Геоботанические и географические наблюдения в бассейне р. Северки (Московская область) // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 37. Вып. 3. С. 137—138. (Совместно с В. С. Говорухиным).

1964. Осоки Московской области // Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской. Т. 153. Естеств.-геогр. С. 172—184.

1966. *Carex brunnescens* (Pers.) Poir. в Средней России // Вест. МГУ. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 4. С. 69—72. (Совместно с Ю. Е. Алексеевым).

Carex diversicolor Crantz. — новый вид во флоре Средней России // Бот. журн. Т. 51. № 6. С. 873—874. (Совместно с Ю. Е. Алексеевым).

1967. О двух интересных находках осок в бассейне р. Северки Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 72. Вып. 4. С. 143.

Род *Carex* во флоре Московской области (вопросы биоморфологии, анатомии, систематики и географии): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 27 с.

1968. Морфология побегов осок подрода *Vignea* (P. Beauv.) Kirsch. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73. Вып. 4. С. 34—46. (Совместно с Ю. Е. Алексеевым).

О некоторых редких осоках во флоре Московской области // Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской. Т. 181. Общ. физ. география. Вып. 12. С. 225—243.

Хозяйственное значение и перспективы использования осок СССР // Там же. С. 299—309.

1969. Некоторые редкие и малоизвестные растения флоры Рязанской области // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 6. С. 121—123. (Совместно с В. Н. Тихомировым, Н. Е. Богдановой, Н. Н. Водолазской и др.).

Новые виды флоры Рязанской области // Биол. науки. № 9. С. 90—94. (Совместно с В. Н. Тихомировым, Н. Н. Водолазской, Н. Б. Октябревой).

1970. О некоторых новых работах по морфологии осок // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. Вып. 5. С. 127—129.

О новых и редких растениях флоры Владимирской области // Биол. науки. № 12. С. 48—53. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. А. Губановым, Э. П. Бутенко и др.).

Carex remota L. — новый вид флоры Рязанской области // Вест. МГУ. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 6. С. 107—109. (Совместно с И. А. Губановым, Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомировым, В. Р. Филиным).

1971. К изучению флоры Окско-Клязьминского междуречья (итоги трех лет работы и перспективы дальнейших исследований) // Докл. МОИП. Сер. зоол. и бот. 2-е полугодие 1968 и 1969 гг. С. 76—77. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. А. Губановым).

Координационное совещание «Флора и растительность Мещеры» (Москва, 1—2 февр. 1971 г.) // Бот. журн. Т. 56. № 9. С. 1382—1384. (Совместно с И. А. Губановым).

Научно-исследовательская работа Ботанического сада МГУ за 1965—1969 гг. // Вест. МГУ. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 4. С. 125—129. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Некоторые предварительные итоги трехлетнего изучения флоры Окско-Клязьминского междуречья // Материалы по флора и растительности Окско-Клязьминского

междуречья. М.: Изд-во МГУ. С. 8—9. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. А. Губановым, Н. Н. Водолазской, Н. Б. Октябревой).

Новые и редкие виды растений флоры Рязанской области // Биол. науки. № 12. С. 55—60. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. А. Губановым, Н. Е. Метловым и др.).

О новых местонахождениях редких и интересных видов растений на территории Окско-Клязьминского междуречья // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 76. Вып. 4. С. 137—140. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. А. Губановым, Н. Б. Октябревой).

Определитель осок средней полосы европейской части СССР по вегетативным органам. М.: Наука. 80 с. (Совместно с Ю. Е. Алексеевым).

Организация работы по изучению Окско-Клязьминского междуречья // Материалы по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья. М.: Изд-во МГУ. С. 6—8.

О северной границе распространения *Carex disticha* Huds. в Средней России // Бот. журн. Т. 56. № 6. С. 853—856. (Совместно с Ю. Е. Алексеевым).

Осоки Московской области (Критический обзор) // Флора и растительность европейской части СССР: Тр. Бот. сада МГУ. Вып. 7. С. 69—113.

Памяти Василия Сергеевича Говорухина (1903—1970) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 76. Вып. 5. С. 140—147. (Совместно с Т. А. Работновым, А. А. Урановым).

Filago minima (Smith) Pers. — новый вид флоры Московской области // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 5. С. 117—118. (Совместно с В. Н. Тихомировым, В. И. Артеменко).

1972. Новые материалы по флоре Мещеры // Докл. МОИП. Сер. зоол. и бот. 1970 и 1-е полугодие 1971 гг. С. 202—203. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. А. Губановым).

Rhynchospora alba (L.) Vahl, *Cares ericetorum* Poll. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 19. Вып. 106. С. 74.

Carex disticha Huds., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. wiluica* Meinsh., *Polygonum bistorta* L., *Viola uliginosa* Bess. // Там же. С. 74—75, 78, 81. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

1973. Второе координационное совещание «Флора и растительность Окско-Клязьминского междуречья» (Москва, 24—25 марта 1973 г.) // Бот. журн. Т. 58. № 11. С. 1683—1686. (Совместно с И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым).

Дослідження флори Мещери Ботанічним садом Московського університету // Ботаничні сади вузів УРСР — науці і народному господарству. Київ: Вища школа. С. 12—20. (Совместно с В. М. Тихомировым, І. О. Губановым).

К ботанико-географической характеристике Окско-Клязьминского междуречья // География Москвы и Подмосковья: Матер. науч. конф. / Моск. фил. Геогр. о-ва СССР. М. С. 102—104. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. А. Губановым, Н. Б. Октябревой).

Некоторые особенности флоры Касимовского района Рязанской области // Матер. Второго совещ. по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья. М.: Наука. С. 10—12. (Совместно с И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым, Н. Б. Октябревой).

Новые данные к флоре Владимирской области // Биол. науки. № 1. С. 60—66. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. А. Губановым, Н. Б. Октябревой, К. П. Глазуновой).

Новые и редкие виды флоры Окско-Клязьминского междуречья // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 78. Вып. 4. С. 147—150. (Совместно с В. Н. Тихомировым, Н. Б. Октябревой).

Новые находки *Cirsium esculentum* (Stev.) С. А. Меу. // Матер. Второго совещ. по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья. М.: Наука. С. 21. (Совместно с И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым).

Обзор флоры Рязанской Мещеры // Там же. С. 6—8. (Совместно с И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым, Н. Б. Октябревой).

О распространении *Carex bohemica* Schreb. в средней полосе европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 78. Вып. 2. С. 143—145. (Совместно В. И. Артеменко, И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым).

1975. Конспект флоры Рязанской Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Лесн. пром-сть. 326 с. (Совместно с Н. Н. Водолазской, И. А. Губановым, К. В. Киселевой и др.).

Новый вид рода *Juncus* L. из Афганистана // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 3. С. 130—132.

1976. О новом местонахождении *Corynephorus canescens* (L.) Beauv. в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 81. Вып. 5. С. 117—119. (Совместно с Н. Б. Октябревой).

Сем. *Juncaceae* Juss. — Ситниковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 2. С. 59—83.

1977. *Juncus membranaceus* Royle (*Juncaceae*) — новый вид флоры СССР // Бот. журн. Т. 62. № 1. С. 85—86.

1978. Анатомическое строение листьев некоторых видов *Lilium* L. [1] // Биол. науки. № 11. С. 90—97. (Совместно с Э. П. Немченко).

Некоторые ботанические объекты Московской Мещеры, нуждающиеся в охране // Растительность и животный мир Москвы и Подмосковья. М., 1978. С. 80—81. (Совместно с Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомировым).

Род Ситник // Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова. М.: Изд-во МГУ. Вып. 4. С. 3—51.

1979. Анатомическое строение листьев некоторых видов *Lilium* L. 2. // Биол. науки. № 6. С. 53—58. (Совместно с Э. П. Немченко).

Краткий обзор видов рода *Juncus* L., распространенных в Средней Азии // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 15. С. 77—93.

Новые интересные флористические находки в Московской Мещере // Вопросы биологии растений и охраны растительного мира. Иваново. С. 113—118. (Совместно с Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомировым).

Новый вид ситника с Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 4. С. 104—106. (Совместно с А. А. Нечаевым).

О болотах Московской области, нуждающихся в охране // Вопросы биологии растений и охраны растительного мира. Иваново. С. 75—85. (Совместно с Г. Г. Куликовой, В. Н. Тихомировым).

Carex bohemica Schreb., *C. remota* L. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Т. 22. Вып. 118. С. 77—79. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Dentaria bulbifera L. — новый вид для флоры Московской области // Биол. науки. № 8. С. 80—82. (Совместно с Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомировым).

1980. Начальный период истории Ботанического сада Московского университета // Вестн. МГУ. Сер. 6. Биология, почвоведение. № 1. С. 3—8. (Совместно с И. И. Кропотовой, В. Н. Тихомировым).

О некоторых ботанических объектах в приокской полосе Московской области, нуждающихся в охране // Охрана редких растений и фитоценозов. М. С. 22—29. (Совместно с В. И. Даниловым, Г. Г. Куликовой, С. В. Никитиной).

О новом школьном определителе растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. Вып. 4. С. 120—123. (Совместно с К. В. Киселевой).

Род Ожика // Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова. М.: Изд-во МГУ. Вып. 5. С. 74—93.

Род Осока // Биологическая флора Московской области / Под ред. Т. А. Работнова. М.: Изд-во МГУ. Вып. 6. С. 1—222. (Совместно с Л. И. Абрамовой, Ю. Е. Алексеевым, М. Г. Вахрамеевой и др.).

Eleocharis austriaca Hayek — новый вид для флоры Средней России // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 17. С. 63—65. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

1981. Ботанический сад МГУ за 1970—1980 гг. // Вестн. МГУ Сер. 6. Биология, почвоведение. № 1. С. 57—63. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Ботанический сад Московского университета (Библиография). М.: Изд-во МГУ. 180 с. (Совместно с И. И. Кропотовой, В. Н. Тихомировым).

Новый вид ситника из Монголии и Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 5. С. 103—104.

О кадастре ботанических объектов, нуждающихся в охране на территории Московской области // Бот. журн. Т. 66. № 4. С. 595—600. (Совместно с Е. Е. Гогиной, А. К. Скворцовым, В. Н. Тихомировым).

О находках новых и редких видов растений в пределах Окско-Клязьминского междуречья // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 6. С. 132—136. (Совместно с К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой, А. В. Щербаковым).

Определитель высших растений средней полосы европейской части СССР: Пособие для учителей. М.: Просвещение. 288 с. (Совместно с И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым).

Festuca macutrensis Zapal. (*Gramineae*) — новый вид для флоры Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 3. С. 93—94. (Совместно с Е. Б. Алексеевым, К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой).

Poaceae (*Gramineae*) — Злаки, *Cyperaceae* — Осоковые, *Juncaceae* — Ситниковые // Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область) // Под ред. И. А. Губанова. М.: Изд-во МГУ. С. 98—107, 108.

1982. Исследования Ботанического сада МГУ по выявлению ценных природных объектов, нуждающихся в охране, в бассейне р. Клязьмы // Состояние и перспективы улучшения сохранения р. Клязьмы и приклязьминской поймы: Тез. докл. Владимир. С. 37—39. (Совместно с Т. И. Варлыгиной, Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомировым).

Московские ботанические сады // Лес и человек: Ежегодник на 1983 г. М. С. 54—56.

Обзор видов рода *Juncus* L. (*Juncaceae*) на Дальнем Востоке СССР // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 19. С. 52—61.

Предисловие // Каталог растений Ботанического сада Московского университета. М.: Изд-во МГУ. С. 3—5. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Сессия совета ботанических садов «Дикорастущая флора страны в народном хозяйстве» (к 275-летию Ботанического сада Московского государственного университета) // Бюл. ГБС АН СССР. М.: Наука. Вып. 124. с. 110—113. (Совместно с Е. Б. Алексеевым, Г. Г. Куликовой).

Сирень в Ботаническом саду Московского университета // Цветоводство. № 2. С. 21—22. (Совместно с В. Д. Мироновичем).

1983. Использование признаков вегетативной сферы побегов в систематике однодольных (на примере рода *Juncus* L.) // Тез. докл. 7-го Делегат. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л.: Наука. С. 27—28.

Опыт разработки системы охраняемых природных территорий Московской области // Там же. С. 299—300. (Совместно с Г. Г. Куликовой, В. Н. Тихомировым, Т. И. Варлыгиной).

Охрана природы Подмосковья // Лес и человек: Ежегодник на 1984 г. М. С. 128—129. (Совместно с Т. И. Валыгиной).

Флора Московской Мещеры // Продуктивное использование дикорастущих и культурных растений. Саранск. С. 5—56. (Совместно с Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомировым, А. В. Чичевым).

1984. Итоги изучения флоры Окско-Клязьминского междуречья // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР: Матер. совещ. М.: Наука. С. 26—28. (Совместно с В. Н. Тихомировым, К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой).

Филиал Ботанического сада МГУ: перспективы и проблемы развития // Проблемы рекреационных насаждений. Чебоксары. С. 35—39. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. И. Кропотовой).

1985. Новый вид ситника из азиатской части СССР и Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 5. С. 109—111.

Сем. Ситниковые — *Juncaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 1. С. 57—88.

Школьный атлас-определитель высших растений: Книга для учащихся. М.: Просвещение. 240 с. (Совместно с И. А. Губановым).

Juncus bulbosus L. (*Juncaceae*) во флоре Средней России // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 22. С. 68—71. (Совместно с В. Н. Тихомировым, М. П. Шиловым).

1986. Критический обзор осок Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 1. С. 106—115. (Совместно с Н. Б. Октябревой, Т. Б. Силаевой, В. Н. Тихомировым).

Эволюция вегетативных органов в роде *Juncus* L. // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука. С. 63—64.

1987. Дикорастущие полезные растения. М.: Изд-во МГУ. 160 с. (Совместно с И. А. Губановым, К. В. Киселевой).

Мохообразные и сосудистые растения Зейского заповедника / Под ред. И. А. Губанова и Д. А. Петелина. М. 71 с. (Сер. «Флора и фауна заповедников СССР»). (Совместно с Л. И. Абрамовой, Л. В. Бардуновым, И. А. Губановым и др.).

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Изд-во МГУ. Ч. 2. 224 с. (Совместно с К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомировым, А. В. Чичевым).

О распространении *Carex arnellii* (*Cyperaceae*) в европейской части СССР // Бот. журн. Т. 72. № 12. С. 1670—1672. (Совместно с Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомировым).

Род *Juncus* L. (*Juncaceae*) в Монгольской Народной Республике // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 24. С. 56—72. (Совместно с И. А. Губановым).

[Рец.] Методические указания к систематике растений / Сост. О. Н. Коровина. Л.: ВИР, 1986. 211 с. // Бот. журн. Т. 72. № 12. С. 1691—1694. (Совместно с Е. Б. Алексеевым).

1988. Ботанико-географическая характеристика рода *Juncus* L. флоры СССР // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. 8-го Делегат. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Алма-Ата. С. 26.

Ботанический сад Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова: Комплект из 18 цветных открыток. М.: Планета. (Совместно с К. В. Киселевой).

Вклад Е. Б. Алексеева в агростологию // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 5. С. 117—122. (Совместно с И. А. Губановым, К. В. Киселевой).

Об авторе // Т. Т. Трофимов. Облепиха. 3-е изд. доп. и перераб. М.: Изд-во МГУ. С. 215—218. (Совместно с Н. А. Аксеновой).

Семейство Полушниковые — *Isoëtaceae* // Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат. С. 483—486. (Совместно с С. С. Харкевичем).

Сем. *Juncaceae* Juss. — Ситниковые // Определитель высших растений Башкирской АССР: Сем. *Onocleaceae—Fumariaceae*. М.: Наука. С. 170—176.

1989. Два новых вида ситниковых (*Juncaceae*) с Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 1. С. 110—112.

Новые виды флоры Мордовии // Биол. науки. № 4. С. 55—61.
(Совместно с Н. Б. Октябревой, Т. Б. Силаевой, В. Н. Тихомировым).

Род *Luzula* (L.) DC. (*Juncaceae*) в Монгольской Народной Республике // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 26. С. 29—38. (Совместно с И. А. Губановым).

1990. Ботанический сад Московского государственного университета как природный и социальный элемент городской среды // Экологические исследования в парках Москвы и Подмосковья. М.: Наука. С. 118—122. (Совместно с В. Н. Тихомировым, И. И. Кропотовой).

Конспект системы рода *Juncus* L. (*Juncaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 5. С. 111—125.

Конспект системы рода *Luzula* (L.) DC. (*Juncaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 6. С. 63—70.

Луговые травянистые растения: Биология и охрана (Справочник). М.: Агропромиздат. 183 с. (Совместно с И. А. Губановым, К. В. Киселевой, В. Н. Тихомировым).

Новые для флоры Азербайджанской ССР виды рода *Juncus* (*Juncaceae*) // Бот. журн. Т. 75. № 1. С. 101—103.

Род *Luzula* DC. (*Juncaceae*) во флоре Азербайджана // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 27. С. 17—21.

Ситниковые (*Juncaceae* Juss.) СССР и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 38 с.

Juncus alpinoarticulatus Chaix ex Vill., *J. ambiguus* Guss., *J. biglumis* L., *J. bulbosus* L., *J. maritimus* Lam., *J. squarrosus* L., *J. stygius* L., *J. trifidus* L., *Luzula wahlenbergii* Rupr., *Juncus sphaerocarpus* Nees // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 27. С. 56—58, 91.

1991. Ботаническая экскурсия по Средней Италии // Бюл. ГБС АН СССР. М.: Наука. Вып. 160. С. 90—98. (Совместно с Б. Н. Головкиным, А. П. Хохряковым).

Школьный атлас-определитель высших растений: Книга для учащихся. 2-е изд. М.: Просвещение. 240 с. (Совместно с И. А. Губановым).

The study of rare and disappearing plants in the Moscow University Botanical Garden // Proc. IV Intern. Conf. European-Mediterranean division of the International Association of Botanical Gardens «Role of botanic gardens in modern urbanized world» (22—29 April 1991, Tbilisi, Georgia, USSR). Tbilisi. P. 80. (In common with T. I. Varlygina, K. V. Kiseleva, N. B. Oktjabreva).

1992. Ботанические сады Неаполя и Рима // Бюл. ГБС АН СССР. М.: Наука. Вып. 163. С. 97—102. (Совместно с Б. Н. Головкиным, А. П. Хохряковым).

Иван Алексеевич Губанов (к 60-летию со дня рождения // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 6. С. 136—139. (Совместно с Т. А. Работновым, В. Н. Тихомировым).

К 60-летию Вадима Николаевича Тихомирова // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 1. С. 109—116. (Совместно с И. А. Губановым, Т. А. Работновым).

Определитель сосудистых растений Центра Европейской России. М.: Изд-во МГУ. 400 с. (Совместно с И. А. Губановым, К. В. Киселевой, В. Н. Тихомировым).

Juncus vvedenskyi V. Krecz. // Список растений Гербария флоры России и сопредельных государств. Т. 28. Вып. 144. С. 14.

[Рец.] Биотические ресурсы Росточья и Внешних Карпат и их антропогенные изменения. Львов, 1991 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 2. С. 70.

[Рец.] Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. 191 с. // Бот. журн. Т. 77. № 10. С. 98—101. (Совместно с К. В. Киселевой, В. Н. Тихомировым).

[Рец.] Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики: Учебное пособие по спецкурсу. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1991 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 2. С. 143.

[Рец.] Georg Zizka. Flowering plants of Easter Islands. Frankfurt am Main, 1991 // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 5. С. 71.

1993. Андрей Павлович Хохряков (к 60-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 5. С. 131—134. (Совместно с В. Н. Тихомировым, В. Н. Ворошиловым).

Дикорастущие полезные растения. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во МГУ. 302 с. (Совместно с И. А. Губановым, К. В. Киселевой).

Новые виды флоры Соловецких островов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 2. С. 83—90. (Совместно с К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой).

Список опубликованных работ А. П. Хохрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 5. С. 135—143. (Совместно с И. О. Виноградовой).

1994. К изучению равнинных флор (на примере районов Нечерноземья) // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Матер. 3-го Рабочего совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1988 г.). СПб.: Наука. С. 87—96. (Совместно с К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой).

Краткий очерк научной, научно-организационной, педагогической и общественной деятельности [В. Н. Тихомирова] // Вадим Николаевич Тихомиров / Сост.

И. А. Губанов, Р. И. Кузьменко. М.: Наука. (Сер. «Материалы к биобиблиографии ученых РАН»). С. 7—20. (Совместно с И. А. Губановым, Т. А. Работновым).

Целебные растения. М.: Изобраз. искусство. 49 с. (Совместно с И. А. Губановым).

Atlas florae Europaeae: Distribution of vascular plants in Europe. 10: *Cruciferae* (*Sisymbrium* to *Aubrieta*). Helsinki. 224 p.: map. (In coll. with oth.).

Lilaks in the Botanical Gardens of the Moscow University // Lilaks. Vol. 23. N 4. P. 90—91. (In common with A. V. Pikaleva).

1995. Антикоагулянтно-фибринолитический компонент в экстрактах корней пионов // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 2. С. 28—31. (Совместно с Л. А. Ляпиной, В. Е. Пасторовой, М. С. Успенской).

Новые и редкие виды Костромской области // Флора Центральной России: Матер. Рос. конф. (1—3 февр. 1995 г.). М. С. 51—54. (Совместно с К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой, В. А. Югаем).

Определитель сосудистых растений центра европейской России. Изд. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Аргус. 560 с. (Совместно с И. А. Губановым, К. В. Киселевой, В. Н. Тихомировым).

1996. Конспект флоры о-ва Большая Муксалма // Тр. Морской арктич. комплексной экспедиции / Под общ. ред. П. В. Боярского. Вып. 9: Соловецкие о-ва. Т. 2: Остров Большая Муксалма. М. С. 169—178. (Совместно с К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой).

Краткая физико-географическая характеристика острова // Там же. С. 134—136. (Совместно с Г. Н. Колосовой).

Сессия регионального Совета ботанических садов центра европейской части России // Информ. бюл. Совета бот. садов России. М. Вып. 4. С. 44—47. (Совместно с В. Е. Гохманом).

Флора Липецкой области / Под ред. В. Н. Тихомирова. М.: Аргус. 375 с. (Совместно с К. И. Александровой, М. В. Казаковой, Н. А. Ржевуской (Вьюковой), В. Н. Тихомировым).

Atlas florae Europaeae: Distribution of vascular plants in Europe. 11: *Cruciferae* (*Ricotia* to *Raphanus*). Helsinki. 310 p.: map. — (In coll. with oth.).

1997. Информация о сессии регионального Совета ботанических садов центра европейской части России // Информ. бюл. Совета бот. садов России. М. Вып. 7. С. 4—5. (Совместно с В. Е. Гохманом).

К обсуждению проекта «Флоры России» // Бот. журн. Т. 82. № 11. С. 1—5. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Природная обусловленность ботанико-географических рубежей Русской равнины // Флора и растительность Средней России: Матер. науч. конф. (3—5 окт. 1967 г.). Орел. С. 80—81. (Совместно с С. С. Симоновым, Е. Г. Мяло).

Ситниковые (*Juncaceae*) Северо-Осетинского заповедника и его окрестностей // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. Вып. 1. С. 65—67. (Совместно с А. М. Амирхановым, А. Л. Комжей, Н. К. Шведчиковой).

Сосудистые растения Соловецкого историко-архитектурного и природного музея-заповедника (Аннотированный список видов) / Под ред. В. Н. Тихомирова. М. 43 с. (Совместно с К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой).

1998. Ботанический сад МГУ — прежде и теперь (О проекте реконструкции старой территории сада) // Информ. бюл. Совета бот. садов России. М. Вып. 8. С. 40—46. (Совместно с В. Н. Тихомировым, А. Ю. Паршиным, А. А. Ретеюмом).

Вадим Николаевич Тихомиров // Природа Москвы. М.: Биоинформсервис. С. 253—256.

Выращивание лилии тайваньской (*Lilium formosanum* Wallace) из семян в Ботаническом саду МГУ // Тез. докл. 3-й Международ. конф. «Цветоводство — сегодня и завтра». М. С. 195—197. (Совместно с В. В. Дворцовой, Д. Н. Джариашвили).

Камелин Рудольф Владимирович (к 60-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. Вып. 3. С. 67—68. (Совместно с И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым, В. Н. Павловым).

Ковыль волосовидный. К. перистый. К. опушеннолистный. К. красивейший. К. узколистный. Манник литовский. Перловник высокий. П. пестрый. Пырейник волокнистый. Цинна широколистная. Болотница пятицветковая. Осока волосовидная. О. двудомная. О. двурядная. О. повислая. О. Гартмана. О. притупленная. О. малоцветковая. О. заливная. О. раздвинутая. О. вздутоносая. О. поздняя. Пухонос альпийский. Лапчатка прямая. Солнцецвет монетолистный. Жабник малый // Красная книга Московской области / Отв. ред. В. А. Зубакин, В. Н. Тихомиров. М.: Аргус. С. 338—352, 406—407, 418—419, 454—455.

Лапчатка белая // Там же. С. 406. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Новые данные о роде *Juncus* L. флоры Китая // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. Вып. 4. С. 65—68.

Основные итоги изучения флоры Соловков (к проблеме островных флор) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 289—294. (Совместно с К. В. Киселевой, Н. Б. Октябревой).

Проект реконструкции садово-паркового центра Ботанического сада Московского университета // Тез. докл. 3-й Международ. конф. «Цветоводство — сегодня и завтра». М. С. 266—270. (Совместно с В. Н. Тихомировым, А. Ю. Паршиным, А. А. Ретеюмом).

Результаты испытаний пленки «Урожай» в Ботаническом саду МГУ // Новые информационные технологии в медицине и экологии: Тр. 4-й Международ. конф. и дискуссионного науч. клуба IT + ME'98 (Украина, Крым, Ялта—Гурзуф, 26 мая—4 июня 1998 г.). Ялта. Ч. 2. С. 426—427. (Совместно с В. В. Дворцовой, И. П. Щербиной).

Сессия Совета ботанических садов Центра Европейской части России «Проблемы медицинской ботаники» // Информ. бюл. Совета бот. садов России. М. Вып. 9. С. 3. (Совместно с В. Е. Гохманом).

Технология выращивания лилии тайваньской (*Lilium formasanum* Wallace) из семян в Ботаническом саду МГУ // Новые информационные технологии в медицине и экологии: Тр. 4-й Междунар. конф. и дискуссионного науч. клуба IT + ME'98 (Украина, Крым, Ялта—Гурзуф, 26 мая—4 июня 1998 г.). Ялта. Ч. 2. С. 428—429. (Совместно с В. В. Дворцовой, Д. Н. Джариашвили).

1999. Алексей Иванович Шретер (к 80-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 84. № 3. С. 134—141. (Совместно с А. Г. Еленевским, В. Н. Павловым).

Второй съезд Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, май 1998 г.) // Заповедники и нац. парки: Бюл. М. № 26. С. 25—26. (Совместно с Д. Д. Соколовым).

Памяти Вадима Николаевича Тихомирова (27. 01. 1932 — 11. 07. 1998) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 2. С. 3—12. (Совместно с Г. П. Гапочкой, А. К. Скворцовым, Д. Д. Соколовым, А. Н. Тюрюкановым).

По поводу письма Н. Турланда и Г. Дэвидси о регистрации названий растений // Бот. журн. Т. 84. № 5. С. 154—157. (Совместно с Т. В. Егоровой, Д. В. Гельтманом, И. А. Губановым и др.).

Atlas florae Europaeae: Distribution of vascular plants in Europe. 12: *Resedaceae* to *Platanaceae*. Helsinki. 250 p.: map. (In coll.).

On the paper by N. Turland and G. Davidse: «Registration of plant names: undesirable, unnecessary, and unworkable» // Taxon. Vol. 48. N 2. P. 413—416. (With T. V. Egorova, D. V. Geltman, I. A. Gubanov et al.).

© *И. А. Губанов, Р. В. Камелин, А. К. Скворцов*

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Главный ботанический сад
им. Н. В. Цицина РАН
Москва

Получено 25 XI 1999

УДК 92 (47+57) : 581.5

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 11

МИХАИЛ ВАСИЛЬЕВИЧ МАРКОВ (1900—1981)
(к столетию со дня рождения)

T. N. DOBRETSOVA, A. S. KAZANTSEVA, E. L. LYUBARSKY, V. V. TUGANAEV. MICHAIL VASSILYEVICH MARKOV (1900—1981). ON THE OCCASION OF HIS CENTENARY

М. В. Марков, доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки Татарской АССР, почетный член Русского ботанического общества, много лет возглавлявший знаменитую Казанскую геоботаническую школу, по праву может быть назван одним из крупнейших ботаников XX в. Своими исследованиями он внес весомый вклад в изучение флоры и растительности востока Европейской России, развил идеи основоположников Казанской геоботанической школы, основал и возглавил новые направления в геоботанике.

Будучи ребенком от природы любознательным и одаренным, М. В. успешно прошел гимназический курс и окончил гимназию с золотой медалью. Он одновременно поступил в Казанский университет (естественное отделение физико-математического факультета) и Казанский институт сельского хозяйства и лесоводства. Его будущий научный руководитель А. Я. Гордягин вел занятия как в том, так и в другом вузе, и для творческого контакта ученика и учителя имелись самые благоприятные условия. Учитель был рад тому, что его ученик обладал выдающейся трудоспособностью и в годы учебы «достиг таких результатов, какие обыкновенно не достигаются студентами при прохождении ими курса» (из характеристики, данной А. Я. Гордягиным). Студент Марков был постоянным участником ботанических экскурсий, организуемых А. Я. Гордягиным, проявлял скрупулезность в освоении методики геоботанических исследований. Круг ботанических интересов у него было достаточно широк — от экологии и биологии отдельных видов до фитоценологии лугов, лесов и посевов сельскохозяйственных культур.

В сентябре—октябре 1924 г. М. В. получает дипломы об окончании Казанского университета и Казанского института сельского хозяйства и лесоводства. Трудовая биография ученого начинается с должности научного сотрудника кафедры ботаники Казанского университета. На первом этапе его творческой деятельности огромную роль в выборе направления исследований играли рекомендации А. Я. Гордягина. Научную карьеру в ранге сотрудника Казанского университета он начинает с исследований растительного покрова Чистопольского кантона (района) Татарии. Выбор территории и объекта исследований был продиктован стремлением глубже понять состояние современной местной растительности и, что самое главное, вскрыть факторы ее остепнения. По материалам исследований был написан ряд статей,* а в 1926 г. сделан доклад на II Всесоюзном съезде ботаников на тему: «Некоторые данные о лесах Чистопольского кантона Татарской Республики». В этом же году М. В. стал аспирантом кафедры ботаники Казанского университета и одновременно, по совместительству, ассистентом в Казанском сельскохозяйственном институте (КСХИ). Научная, педагогическая, а впоследствии и общественная работа стали для него нормой жизни: с 1928 по 1947 г. М. В. заведовал кафедрой ботаники КСХИ, одновременно работая на кафедре ботаники университета; с 1945 по 1964 г. он возглавляет кафедру геоботаники, а с 1964 по 1974 г. — кафедру ботаники (после объединения кафедр геоботаники и систематики растений) Казанского университета. Одиннадцать лет М. В. был деканом биолого-почвенного факультета, девять лет — проректором университета по научной работе; с 1948 г. возглавлял Общество естествоиспытателей при Казанском университете, а позднее до 1974 г. был председателем Казанского отделения Всесоюзного ботанического общества; с 1974 по 1981 г. — профессор-консультант кафедры ботаники Казанского университета.

---

* Список работ М. В. Маркова см.: Бот. журн. 1960. Т. 45. № 9. С. 1380—1385; 1972. Т. 57. № 5. С. 565—568; 1984. Т. 69. № 8. С. 1120—1123.

Коллег и собеседников в М. В. привлекали исключительная эрудиция, умение просто, доступно, а главное убедительно излагать свои идеи. Эти черты личности будущего ученого сформировались во многом благодаря родителям, их отношению к детям и принципам воспитания, которых придерживались в семье Марковых. Родители всегда мечтали дать детям хорошее образование, и когда пришло время практически осуществить эту мечту, отец М. В., Василий Алексеевич Марков, принял решение перевезти семью в Казань — город, уже в те годы славившийся своим университетом и другими учебными заведениями. Дело в том, что в Царицыне (ныне Волгоград), где жила семья и где родился М. В., возможности дать детям основательное и многоплановое образование не было.

Он был любознателен и честолюбив и использовал любую возможность для совершенствования своих знаний и умений. В то время страна предоставляла широкие возможности для учебы и М. В. неоднократно выезжал в командировки в Ленинград для изучения специальной литературы и освоения новейшей методики геоботанических исследований, работал в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР. В одной из творческих командировок он осваивает методику споро-пыльцевого анализа и знакомится с будущим академиком В. Н. Сукачевым. В БИН под руководством Л. И. Савич он осваивал методику определения мхов. Командировки в Ленинград проходили в зимние месяцы, а летом М. В. продолжал геоботаническое изучение Закамских кантонов. По материалам этих исследований он делает доклад на III съезде Всесоюзного ботанического общества (1928), в котором проявляет себя сложившимся и перспективным ботаником.

Статья «Сорно-полевая растительность Закамья Татарской АССР» была первой из серии обобщающих геоботанических работ. Она сохранилась лишь в виде рукописи, только небольшая ее часть была включена в книгу «Борьба с сорной растительностью как мера борьбы с засухой». Геоботанический обзор широколиственных лесов Закамья М. В. подготовил в форме кандидатской диссертации, которую успешно защитил в 1937 г. в Ленинграде, а обзор хвойных лесов был напечатан в «Ученых записках Казанского университета». В мае 1939 г. он блестяще защищает докторскую диссертацию. В 1940 г. его утвердили в звании профессора по кафедре ботаники Казанского университета.

С 1932 г. исследования на кафедре ботаники Казанского университета получили более прикладное направление. В течение короткого времени (два года) была проведена инвентаризация лугов Татарской АССР и составлена карта сенокосов и пастбищ. Но лишь в 1946 г. М. В. удалось свести воедино результаты многолетних исследований лугов в виде объемной работы под названием «Луга ТАССР (сенокосы и пастбища)». В 1936 и 1937 гг. М. В. проведены широкомасштабные стационарные исследования. В работах, опубликованных по итогам стационарных исследований на Волге, М. В. много внимания уделяет и теоретическим вопросам, касающимся «экологических ниш», «местоположения—местообитания», «экологического и фитоценотического оптимумов растений», «видовой емкости местообитаний», «ведущих факторов» и т. д.

В военное время еще более усиливается прикладной аспект в работе ученых. М. В. участвует в экспедиции, организованной Главным ботаническим садом (Москва). Результатом этих исследований стала объемная статья «Шиповник в пойме р. Волги». Кроме того, М. В. в годы войны были написаны статьи о дикорастущих лекарственных и сорных растениях Татарии.

В 1944—1948 гг. развертываются работы по изучению флоры и растительности поймы рек Волги и Камы в пределах ТАССР. Тема исследований была предложена производственниками в связи с начинающимся строительством Куйбышевской ГЭС и созданием Куйбышевского водохранилища. В 1955 г. появилась коллективная монография «Флора и растительность поймы рек Волги Камы в пределах ТАССР». В научных кругах этот двухтомный труд получил самую высокую оценку. Рецензент С. А. Никитин отметил, что в отечественной науке еще не было столь обстоятельного труда по пойменной флоре и растительности. Особо ценными в этой коллективной

монографии являются превосходно выполненные геоботанические описания, установленные ассоциации, конспект флоры и схемы экологических рядов растительных ассоциаций, отражающих изменения основных факторов местообитания пойменной растительности по профилю поймы.

После завершения работ по изучению растительного покрова пойм и влияния отдельных (ведущих) факторов на луговую и древесно-кустарниковую растительность кафедра ботаники включилась в разработку проблемы «Взаимоотношения растений в растительном сообществе». В феврале 1962 г. в Казани, в университете, по инициативе М. В. была проведена 1-я Всесоюзная конференция по вопросам экспериментальной геоботаники. Конференция приняла программу, в которой указано, что все основные проблемы, подлежащие разработке с помощью эксперимента и других точных методов исследования, должны объединяться вокруг ведущей теоретической проблемы геоботаники — проблемы взаимоотношений между организмами в растительном сообществе. Наиболее крупные работы М. В. по этой проблеме опубликованы в сборниках и книгах: «Взаимоотношения растений в растительном сообществе» (1964), «Экспериментальная геоботаника» (1965), «Проблемы ботаники» (1962, 1965, 1968), в журнале «Вестник сельскохозяйственной науки» (1968) и др.

Излюбленным объектом исследований М. В., особенно в последний период творчества, были агрофитоценозы. Он является одним из основоположников нового направления в геоботанике — агрофитоценологии. В апреле 1967 г. по инициативе М. В. в Казанском университете созывается 1-е Межвузовское совещание по вопросам агрофитоценологии. С этого времени такие совещания проходили достаточно регулярно и М. В. неизменно принимал в них участие, входя в состав оргкомитетов, выступая с проблемными докладами. Для работ этого периода особенно характерен популяционный и системный подход к объекту исследований, стремление обратить внимание практиков сельского хозяйства на то, что эти два подхода должны лежать в основе создания природоохранных технологий выращивания культурных растений. Последняя работа М. В. «Агрофитоценоз как биосистема» (1983) по сути является программой для таких исследований.

Будучи прекрасным педагогом, М. В. всегда уделял большое внимание обучению и воспитанию студентов. Интересный, ценный в теоретическом и практическом отношении материал по изучению полевых растительных сообществ, собранный М. В. и его коллегами, послужил основанием для разработки и включения в учебный план кафедры спецкурса «Агрофитоценология». М. В. автор двух учебников — «Общая геоботаника» (1962) и «Агрофитоценология» (1970). Последний опубликован и на польском языке. И по сей день многие ученики М. В. продолжают и развивают традиции Казанской геоботанической школы в Казани и во многих других городах России и стран СНГ.

М. В. был не только прекрасным руководителем и организатором всех экспедиционных, полевых и лабораторных исследований, но всегда сам принимал в них непосредственное и деятельное участие. Это имело большое воспитательное значение и помогло создать дружный коллектив ученых-геоботаников. М. В. своей энергией, энтузиазмом и исключительной преданностью любимому делу увлекал своих учеников и коллег. Он всегда очень бережно относился к идеям и трудам своих предшественников и старался привить это ученикам, свято храня и развивая традиции Казанской геоботанической школы, заложенные Н. Ф. Леваковским, С. И. Коржинским, П. Н. Крыловым, А. Я. Гордягиным. Доказательством этого является одна из последних работ Михаила Васильевича Маркова «Ботаника в Казанском университете за 175 лет» (1980).

© *Т. Н. Добрецова, А. С. Казанцева, Е. Л. Любарский, В. В. Туганаев*

Казанский государственный университет

Получено 17 V 2000

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 58.007

ПАМЯТИ ИРАИДЫ ВИКТОРОВНЫ МАКАРОВОЙ (1929—2000)

K. L. VINOGRADOVA, R. M. GOGOREV. IN MEMORIAM: IRAIDA VIKTOROVNA MAKAROVA (1929—2000)

9 апреля 2000 г. на 71-м году жизни после тяжелой и продолжительной болезни скончалась доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, председатель альгологической секции и член Совета Русского ботанического общества Ираида Викторовна Макарова. Российская ботаника потеряла крупного альголога, внесшего большой вклад в развитие диатомологии своими многочисленными трудами, научного лидера отечественных диатомологов с мировым именем.



И. В. Макарова родилась 29 мая 1929 г. в г. Воронеже в семье инженера и учительницы. Ее родители были далеки от сферы научной деятельности, которой посвятила себя И. В., но царящая в семье обстановка любви, добра и взаимного уважения не могла не повлиять на формирование ее личности и способствовала свободному выбору жизненного пути. Школьные годы начались для И. В. в 1937 г. в Воронеже, но вскоре наступившая война заставила на время прервать учебу и продолжить ее в г. Барнауле, куда была эвакуирована семья, затем учиться на Дальнем Востоке в г. Свободном. Заканчивала школу И. В. уже в Ленинграде, куда переехала в 1946 г. в связи со служебным назначением отца. После школы она поступила на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета. Это был осознанный шаг, поскольку уже в эти годы проявился ее интерес к творческой работе и к биологии. Дальнейший жизненный путь И. В. был прямым и целенаправленным: успешная учеба в Университете, сразу после нее в феврале 1954 г. поступление в аспирантуру отдела споровых растений БИН АН СССР, после 3-летнего обучения в аспирантуре в 1957 г. защита кандидатской диссертации, зачисление в этом же году в штат БИН младшим научным сотрудником, через 10 лет, в 1967 г., перевод на должность старшего научного сотрудника, в 1968 г. утверждение в звании старшего научного сотрудника, в 1980 г. защита докторской диссертации, в 1986 г. перевод на должность ведущего научного сотрудника и в 1992 г. присуждение звания профессора. Таким образом вся трудовая деятельность И. В. была связана с лабораторией альгологии и БИН РАН, где она стала широко признанным высококвалифицированным систематиком-диатомологом, фитопланктонологом, гидробиологом.

У И. В. были прекрасные учителя. Первые шаги как исследователь она делала в Университете под руководством В. С. Порецкой, в аспирантуре и потом в течение 20 лет в Ботаническом институте она работала под руководством А. И. Прошкиной-Лавренко. Они не только научили И. В. вести научную работу, но и привили ей любовь к объекту, добросовестное и честное отношение к делу.

Начало научной деятельности И. В. связано с изучением диатомовых планктона Среднего и Южного Каспия. Успешно защитив по этой теме кандидатскую диссертацию, она расширяет круг интересов и занимается всеми водорослями планктона Каспийского и Азовского морей. В эти годы она участвует в нескольких экспедиционных поездках на южные моря, овладевает методами полевых исследований, занимается научной обработкой не только диатомовых, но и других представителей фитопланктона, разрабатывает теоретические проблемы фитопланктонологии, активно публикует результаты исследований в многочисленных статьях. Наиболее крупным итогом этого этапа исследований становится монография «Водоросли планктона Каспийского моря», опубликованная в 1968 г. совместно с А. И. Прошкиной-Лавренко. Наряду с изучением современной флоры диатомовых И. В. активно занимается ископаемыми диатомовыми неогена южной части страны, что дает возможность проследить происхождение и закономерности формирования современной диатомовой флоры южных морей. Среди публикаций по этой тематике следует отметить крупную работу «Диатомовые водоросли из морских миоценовых отложений юга европейской части СССР и их значение для стратиграфии», опубликованную в 1966 г. совместно с Т. Ф. Козыренко. Благодаря широте научных интересов, любви к своему делу, организованности и целеустремленности И. В. очень скоро, уже в первые десятилетия, становится разносторонним серьезным специалистом в области флористики водорослей, фитопланктонологии, палеоальгологии. Позднее, в начале 1970-х гг., ее интересы сосредоточиваются на систематике диатомовых и она становится крупным монографом по группе. Этому во многом способствовало то, что И. В. первая в стране перешла к изучению диатомовых методами электронной микроскопии, которые в то время широко внедрялись в мировой альгологии. Переход на новые методы позволил ей органично вписаться в мировой научный процесс и стать признанным специалистом за рубежом. С этого времени она активно включается, а вскоре и возглавляет крупный проект по созданию многотомного монографического руководства «Современные и ископаемые диатомовые водоросли СССР». Она готовит к публикации рукопись 1-го тома, помогая его ответственному редактору А. И. Прошкиной-Лавренко, затем становится ответственным редактором последующих томов, проявляя незаурядное умение стимулировать и организовывать работу многочисленных авторов по всей стране. В результате нелегкого труда редактора и исполнителя ряда разделов она сумела выпустить в свет 2 выпуска 2-го тома, полностью подготовить к печати 3-й выпуск и сделать значительные наработки к 4-му выпуску. Оставаясь прекрасным знатоком всей группы диатомовых, в качестве основного объекта для монографической обработки И. В. выбирает сем. *Thalassiosiraceae* и род *Thalassiosira*, разрабатывает вопросы морфологии, таксономии, географии и эволюции рода, а также весьма сложные вопросы терминологии в систематике диатомовых водорослей. Результаты такого всестороннего изучения рода она оформляет как докторскую диссертацию «Род *Thalassiosira* в современных и древних морях СССР», которую защищает в 1980 г., а позднее, в 1988 г., на этой основе публикует монографию по роду.

Заслуженное положение лидера российских диатомологов И. В. занимала не только благодаря своим многочисленным трудам (ею опубликовано 170 научных работ, включая несколько монографий). Она не была кабинетным ученым. Это был человек поистине преданный своему делу, до последнего времени сохранявший интерес к нему. Благодаря своей увлеченности, доброжелательности, открытости и в то же время настойчивости и требовательности она всегда умела сплотить вокруг себя коллег ради общего дела. И. В. постоянно консультировала, редактировала бесчисленное множество работ, отвечала на вопросы, помогала в работе, вела огромную переписку с коллегами в стране и за рубежом, благодаря широкой эрудиции в области альгологии и гидробиологии

очень часто выступала оппонентом при защите кандидатских и докторских диссертаций. Огромным ее достижением, способствовавшим сплочению коллегиума диатомологов и повышению квалификации специалистов, была организация и проведение рабочих семинаров по различным вопросам диатомологии в масштабах всей страны. С 1982 по 1999 г. по ее инициативе и под ее руководством было проведено 7 школ диатомологов в различных городах России и СНГ.

Ираида Викторовна была талантливым педагогом, воспитавшим множество квалифицированных специалистов, работающих во многих городах России и ближнего зарубежья. Свою педагогическую деятельность она начала почти сразу после окончания аспирантуры, читая курс лекций в Педагогическом институте им. Герцена, руководя научной работой стажеров, соискателей, студентов. Под ее руководством прошли обучение в аспирантуре и успешно защитили диссертации 12 человек. Кроме того, для многих она являлась неофициальным руководителем. При этом ее нельзя было назвать просто руководителем, для всех она была настоящим учителем и старшим другом. Она действительно вкладывала душу в каждого ученика. Не жалея времени, внимательно и требовательно следила за выполнением научной работы, при этом благодаря своей доброжелательности умела критиковать так, что вдохновляла молодых исследователей, вселяла силы и уверенность, живо интересовалась жизнью своих учеников, поэтому в ответ всегда получала глубокую привязанность и благодарность.

Более четверти века И. В. Макарова вела активную работу как член Русского ботанического общества. С 1974 г. она возглавила альгологическую секцию РБО, которая благодаря ей на протяжении всех этих лет была одной из наиболее работающих секций. Будучи членом Совета РБО, она неизменно принимала активное участие во всех делах Общества, съездах, собраниях и т. п.

Воздавая должное памяти И. В. Макаровой, нельзя не сказать, что мы, ее коллеги и друзья, потеряли прекрасного порядочного человека, не сделавшего никому зла, верного друга, активного члена коллектива альгологов. И. В. часто повторяла, что счастье — в человеческих взаимоотношениях, очень ценила дружбу и всегда стремилась построить добрые отношения с людьми.

И. В. ушла из жизни полная творческих планов, в прекрасном рабочем состоянии, до последних дней занимаясь научной работой. Ее кончина для нас и для нашей науки является большой безвременной потерей. Мы навсегда сохраним теплую память об Ираиде Викторовне Макаровой, преданном своему делу ученом, оставившем заметный след в развитии российской альгологии, мудром педагоге, прекрасном человеке, надежном друге.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ И. В. МАКАРОВОЙ

1955. Новые и интересные диатомовые из неогена Таманского полуострова // Бот. матер. Отдела споровых растений БИН АН СССР. Т. 10. С. 69—72.

1957. Диатомовые водоросли планктона Среднего и Южного Каспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 13 с.

Диатомовые водоросли планктона Среднего и Южного Каспия // Бот. журн. Т. 42. № 2. С. 300—301.

Диатомовые водоросли планктона Среднего и Южного Каспия // Тез. докл. Делегат. съезда ВБО. Вып. 5. Л. С. 25—27.

Очерк диатомовых водорослей планктона Среднего и Южного Каспия // Бот. журн. Т. 42. № 5. С. 703—708.

1959. Новые представители рода *Thalassiosira* из Каспийского моря // Бот. матер. Отдела споровых растений БИН АН СССР. Т. 12. С. 84—86.

Новый вид рода *Actinocyclus* из планктона Каспийского моря // Там же. С. 83—84.

Новый вид *Chaetoceros* из планктона Каспийского моря // Там же. С. 86—88.

1960. К флоре диатомовых водорослей неогена Таманского полуострова // Вестн. ЛГУ. № 3. С. 79—89.

1961. Новые виды диатомовых водорослей сем. *Coscinodiscaceae* из Северного Каспия // Бот. матер. Отдела споровых растений БИН АН СССР. Т. 14. С. 49—52.

Об идентичности *Chaetoceros rigidus* Ostf. и *Ch. ceratosporus* Ostf. // Там же. С. 45—48.

О находке диатомовых водорослей в мэотических отложениях Причерноморья // Там же. С. 53—59.

О фитопланктоне Северного Каспия // Бот. журн. Т. 46. № 11. С. 1669—1678.

1962. Возраст и морфология некоторых каспийско-черноморских видов рода *Thalassiosira* Cl. // Бот. журн. Т. 47. № 7. С. 1015—1017.

Материалы к изучению ископаемых спор видов рода *Chaetoceros* Ehr. // Бот. матер. Отдела споровых растений БИН АН СССР. Т. 15. С. 41—57.

1963. Анастасия Ивановна Прошкина-Лавренко (к 40-летию научной деятельности) // Бот. журн. Т. 48. № 8. С. 1239—1241.

1964. Новые диатомовые водоросли в планктоне Каспийского моря // Новости сист. низш. раст. М.; Л. С. 34—43. (Совместно с А. И. Прошкиной-Лавренко).

1965. Диатомовые водоросли морских миоценовых отложений юга европейской части СССР // Тез. докл. I Всесоюз. палеоальгологич. совещ. Новосибирск. С. 42—44. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

Новые данные к флоре диатомовых водорослей неогена Таманского полуострова // Новости сист. низш. раст. М.; Л. Т. 2. С. 9—12.

Особенности флоры диатомовых водорослей планктона Черного, Азовского и Каспийского морей // Бот. журн. Т. 50. № 4. С. 498—502.

О характерных особенностях фитопланктона Каспийского моря // Матер. Закавказ. конф. по споровым растениям. Баку. С. 14—18.

1966. Диатомовые водоросли из морских миоценовых отложений юга европейской части СССР и их значение для стратиграфии. М.; Л.: Наука. 70 с. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

1967. Новый вид рода *Prorocentrum* из планктона Каспийского моря // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 4. С. 50—51.

1968. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука. 295 с. (Совместно с А. И. Прошкиной-Лавренко).

Материалы к экологической и химической характеристике некоторых видов синезеленых водорослей // Бот. журн. Т. 53. № 1. С. 105—108. (Совместно с Н. И. Алфимовым, О. Н. Фадеевой).

Морские и солоноватоводные диатомеи миоцена юга европейской части СССР // Ископаемые диатомовые водоросли СССР. М.: Наука. С. 44—50. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

О систематическом положении диатомовых водорослей родов *Naviculopsis* Nik. и *Diatomella* Grev. // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 5. С. 21—25.

Особенности фитопланктона южных морей СССР // Матер. III Закавказ. конф. по споровым растениям. Тбилиси. С. 36—39.

Происхождение и пути формирования современного фитопланктона Каспийского моря // Бот. журн. Т. 53. № 1. С. 69—74.

1969. История изучения водорослей Каспийского моря // Летопись науки в Азербайджане (Естествознание). Баку: Элм. Т. 1. С. 173—188. (Совместно с Э. Б. Забержинской, Н. И. Караевой).

Флора споровых растений СССР. [Проспект]. М. 2 с.

Формирование и родственные связи фитопланктона Черного, Азовского и Каспийского морей // Бот. журн. Т. 54. № 3. С. 389—398.

1970. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Бот. журн. Т. 55. № 10. С. 1488—1494. (Совместно с Л. О. Пичкилы).

К таксономии некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 7. С. 13—20.

Новые для фитопланктона Аральского моря виды водорослей // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 6. С. 85—88. (Совместно с Л. О. Пичкилы).

О биологических и биохимических особенностях двух видов диатомей из Черного моря // Бот. журн. Т. 55. № 6. С. 839—843. (Совместно с Н. Н. Алфимовым, В. И. Петровой, О. Н. Фадеевой).

О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. // Гидробиол. журн. Т. 6. № 3. С. 95—97. (Совместно с Г. В. Кузьминым, Л. Н. Волошко).

1971. К биогеографии рода *Thalassiosira* Cl. // Бот. журн. Т. 56. № 10. С. 1459—1476.

О морфологии и таксономии рода *Thalassiosira* Cl. // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 8. С. 67—73.

О происхождении диатомовых водорослей Каспийского моря // Биология, экология, география споровых растений Средней Азии. Ташкент: Фан. С. 124—125. (Совместно с Н. И. Караевой).

О систематическом положении и морфологии рода *Thalassiosira* Cl. и его представителях в Черном, Азовском и Каспийском морях // Матер. I Конф. по споровым растениям Украины. Киев. С. 75—77.

О таксономии *Thalassiosira decipiens* (Grun.) Jörg. // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 8. С. 73—79. (Совместно с А. И. Прошкиной-Лавренко).

1972. История развития представителей рода *Thalassiosira* Cl. в кайнозое на территории СССР // Бот. журн. Т. 57. № 6. С. 596—606.

Распределение и изменчивость неритических видов родов *Thalassiosira* Cl. и *Chaetoceros* Ehr. в южных морях СССР // Тез. докл. IV Закавказ. совещ. по споровым растениям. Ереван. С. 36—38.

1973. Водоросли // Каталог ископаемых растений Кавказа. Тбилиси. Ч. 2. С. 5—119.

Морфолого-географический метод и его значение в таксономическом изучении диатомовых водорослей // Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев. С. 310—311.

Specific features and origin of the Caspian Sea diatom flora // Marine Biology. Vol. 21. P. 269—275. (Совместно с N. J. Karayeva).

1974. Влияние факторов среды на скорость деления *Thalassiosira rotula* Meunier и *Th. excentrica* (Ehr.) Cl. в условиях культуры // Бот. журн. Т. 59. № 10. С. 1527—1533. (Совместно с Л. А. Ланской).

Изменчивость видов рода *Thalassiosira* Cl. и ее значение для таксономии // Пятая конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. Ашхабад. Ч. 2. С. 231—232.

Миоценовые диатомеи // Диатомовые водоросли СССР. Л.: Наука. Т. 1. С. 147—156. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

О жизненных формах у морских диатомовых водорослей // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 11. С. 3—19.

О морфологии *Thalassiosira rotula* Meunier // Там же. С. 96—99.

О принципах видовой и внутривидовой систематики у диатомовых водорослей // Бот. журн. Т. 59. № 2. С. 283—295.

1975. Новые виды рода *Thalassiosira* Cl. из Баренцева моря // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 12. С. 149—152.

О систематическом положении рода *Thalassiosira* Cl. и филогении семейства *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 60. № 10. С. 1413—1420.

Evolutionary periods of diatoms from miocen deposits of the Black and Caspian seas // Abstr. XII Intern. Bot. Congr. Leningrad: Nauka. P. 40. (Совместно с T. F. Kozyrenko).

Variability of the fine structure in species of genus *Thalassiosira* Cl. // Там же. P. 41.

1976. Морфологическая изменчивость панциря некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. и ее таксономическое значение // Бот. журн. Т. 61. № 11. С. 1589—1594.

Новые данные о морфологии нескольких видов рода *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа // Бот. журн. Т. 61. № 5. С. 605—610.

Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (*Bacillariophyta*) // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 13. С. 28—31. (Совместно с Г. В. Кузьминым, Л. П. Рябковой).

О морфологии и филогенетических связях в семействе *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle // Матер. Пятого Москов. совещ. по филогении растений. М.: Наука. С. 107—108.

1977. Новые данные о роде *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) из Азовского моря // Бот. журн. Т. 62. № 6. С. 907—909.

Новые материалы к познанию рода *Thalassiosira* Cl. (*Thalassiosiraceae*) из Черного моря // Бот. журн. Т. 62. № 4. С. 537—538.

О новом местонахождении и систематическом положении малоизвестного вида *Thalassiosira allenii* Takano // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 14. С. 31—33.

О новом представителе рода *Cyclotella* Kütz. // Там же. С. 29—31. (Совместно с Э. И. Лосевой).

Отдел Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 3. С. 111—143.

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. Т. 62. № 2. С. 192—213. (Пер. с англ. яз. И. В. Макаровой).

1978. Новые данные к изучению видов рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) из Атлантического океана // Бот. журн. Т. 63. № 2. С. 222—225.

Памяти Анастасии Ивановны Прошкиной-Лавренко (1891—1977) // Бот. журн. Т. 63. № 10. С. 1519—1525. (Совместно с Н. И. Караевой, В. С. Шешуковой-Порецкой).

Род *Thalassiosira* Cl. в южных морях СССР // Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 326—327.

1979. Виды рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*), найденные в континентальных водоемах СССР // Бот. журн. Т. 64. № 7. С. 921—927. (Совместно с С. И. Генкалом, Г. В. Кузьминым).

Род *Thalassiosira* Cl. (морфология, эволюция, география, экология, систематика): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. 43 с.

1981. Новые данные о морфологии и распространении двух видов *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 66. № 7. С. 1032—1035. (Совместно с Г. И. Семиной, В. В. Зерновой).

Новые данные о морфологии панциря и местонахождении *Thalassiosira confusa* Makar. (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 66. № 2. С. 278—279.

Об эволюции структурных элементов панциря рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) // Филогения низших растений: Матер. VI Москов. совещ. по филогении растений. М.: Наука. С. 39—41.

О таксономии и морфологии *Thalassiosira anguste-lineata* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 66. № 10. С. 1473—1475.

[Рец.]. R. Simonsen. The Diatom system: ideas on phylogeny. Bacillaria. 2. Braunschweig, 1979 / J. Cramer.: 9—71, with 3 figures and 3 appendices. (Р. Симонсен. Система диатомовых водорослей: Мысли о филогении. 1979) // Бот. журн. Т. 66. № 4. С. 601—610. (Совместно с Н. И. Караевой).

Род *Thalassiosira* в миоценовых-плейстоценовых отложениях на территории СССР // Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований: Тез. докл. II Палеоальголог. совещ. Киев: Наукова думка. С. 123—124.

Principles of the systematics of *Thalassiosira* Cleve and the significance of its taxonomic characters // Proc. 6th Intern. Symp. recent and fossil diatoms. Koenigstein. P. 1—13.

1982. Новые данные о морфологии и распространении *Thalassiosira hyalina* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 67. № 1. С. 109—111. (Совместно с Г. И. Семиной).

О тонкой структуре панциря и распространении *Thalassiosira plicata* Schrader (*Bacillariophyta*) // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 19. С. 13—16.

VI Международный симпозиум по современным и ископаемым диатомовым водорослям (ВНР, Будапешт, 1—6 сент. 1980 г.) // Бот. журн. Т. 67. № 3. С. 400—403.

1983. О морфологии и распространении двух биполярных видов рода *Thalassiosira* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 68. № 5. С. 611—618. (Совместно с Г. И. Семиной).

О номенклатуре некоторых видов рода *Thalassiosira* Cl. // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 20. С. 23—26.

Первая Всесоюзная школа диатомологов (Репино Ленинградской обл., 15—19 марта 1982 г.) // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1716—1721.

Типы расположения ареол в штрихах на створках пеннатных диатомовых водорослей // Бот. журн. Т. 68. № 4. С. 524—528. (Совместно с Н. Е. Гусляковым).

Simonsenia delognei и *Simonsenia delicatula* (*Bacillariophyta*) — первые представители рода *Simonsenia* в СССР // Бот. журн. Т. 68. № 9. С. 1245—1246. (Совместно с В. И. Михайловым).

1984. Заметки о роде *Schimperiella* Karsten (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 69. № 1. С. 87—90. (Совместно с В. А. Николаевым).

К вопросу о классификации диатомовых водорослей на современном этапе // VII Конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. Алма-Ата. С. 261.

О морфологии створок некоторых видов рода *Licmophora* (*Bacillariophyta*) из Черного моря // Бот. журн. Т. 69. № 6. С. 870—872. (Совместно с Н. Е. Гусляковым).

О роли подпертых выростов в жизнедеятельности водорослей из рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 21. С. 9—12. (Совместно с С. И. Генкалом).

О таксономии двух видов диатомовых водорослей и их распределении в восточном Балхаше // VII Конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. Алма-Ата. С. 260. (Совместно с Н. И. Ахметовой).

1985. Второй рабочий семинар диатомологов (Борок, 16—20 апр. 1984 г.) // Бот. журн. Т. 70. № 5. С. 717—718.

Диатомовые водоросли, новые для планктона Каспийского и Азовского морей // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 22. С. 35—37. (Совместно с С. И. Генкалом).

Новые данные о структуре панциря двух представителей рода *Campilodiscus* (*Bacillariophyta*) из верхнеплейстоценовых отложений долина р. Пахчи (Центральная Камчатская депрессия) // Бот. журн. Т. 70. № 2. С. 206—208. (Совместно с Е. Г. Лупикиной).

Новые диатомовые водоросли для озера Балхаш. I // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 22. С. 99—102. (Совместно с Н. И. Ахметовой).

Новые таксономические комбинации в роде *Actinocyclus* Ehr. (*Bacillariophyta*) // Там же. С. 96—99.

О морфологии и таксономии двух видов рода *Coscinodiscus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 70. № 1. С. 51—54.

1986. Классификация диатомовых водорослей на современном этапе и проблема построения их филогенетической системы // Бот. журн. Т. 71. № 6. С. 713—722.

Новые данные по морфологии панциря *Cyclotella caspia* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 71. № 3. С. 371—374. (Совместно с С. И. Генкалом).

Новые данные по морфологии и таксономии *Amphora veneta* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 71. № 11. С. 1545—1547. (Совместно с Н. И. Ахметовой).

Новые диатомовые водоросли для озера Балхаш. II // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 23. С. 57—64. (Совместно с Н. И. Ахметовой).

Новый вид рода *Pyxidicula* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 71. № 2. С. 244—245. (Совместно с А. И. Моисеевой).

Новый порядок и семейство диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 71. № 5. С. 673—676. (Совместно с З. И. Глезер).

1987. К построению новой классификации диатомовых водорослей // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. Киев: Наукова думка. С. 6—7. (Совместно с З. И. Глезер, Н. И. Караевой, А. И. Моисеевой, В. А. Николаевым).

Новая разновидность *Amphora veneta* (*Bacillariophyta*) из восточной части озера Балхаш // Бот. журн. Т. 72. № 2. С. 248—249. (Совместно с Н. И. Ахметовой).

Новые диатомовые водоросли для озера Балхаш. III // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 24. С. 49—55. (Совместно с Н. И. Ахметовой).

О работе альгологической секции ВБО за 1983—1985 гг. // Бот. журн. Т. 72. № 3. С. 280—281.

Род *Thalassiosira* Cl. в морях СССР // Морской и пресноводный планктон: Тр. Зоологического ин-та АН СССР. Л. Т. 172. С. 26—38.

1988. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л.: Наука. 117 с.

Классификация диатомовых водорослей, принятая в настоящем издании // Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. II. Вып. 1. Л.: Наука. С. 31—34. (Совместно с З. И. Глезер, Н. И. Караевой, А. И. Моисеевой, В. А. Николаевым).

Морфология панциря диатомовых водорослей // Там же. С. 7—22. (Совместно с Н. И. Караевой, В. А. Николаевым).

Новые диатомовые водоросли для озера Балхаш. IV // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 25. С. 45—50. (Совместно с Н. И. Ахметовой).

Новые комбинации таксонов из позднемиоценовых-раннеплиоценовых диатомовых флор Сахалина // Бот. журн. Т. 73. № 8. С. 1183—1186.

Особенности распределения диатомовых водорослей в Восточном Балхаше // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII Делегат. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 136. (Совместно с Н. И. Ахметовой).

Отдел *Bacillariophyta*. Класс *Centrophyceae* // Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. II. Вып. 1. Л.: Наука. С. 35—36.

Порядок *Thalassiosirales* // Там же. С. 56. (Совместно с З. И. Глезер).

Род *Endictya* Ehr. // Там же. С. 51.

Род *Minidiscus* Hasle // Там же. С. 90.

Род *Planktoniella* Schütt // Там же. С. 85—86. (Совместно с И. Б. Цой).

Род *Sceletonema* Grev. // Там же. С. 82—84. (Совместно с С. И. Генкалом).

Роды *Porosira* Jörg., *Bacterosira* Gran, *Detonula* Schütt, *Lauderia* Cl. // Там же. С. 86—89. (Совместно с Р. Н. Джоридзе).

Сем. *Thalassiosiraceae*. Род *Thalassiosira* Cl. // Там же. С. 56—82.

1989. Новый род центрических диатомовых водорослей // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 26. С. 34—35.

О систематическом положении *Stephanodiscus lucens* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 74. № 6. С. 891—892. (Совместно с С. И. Генкалом).

1990. Виды рода *Thalassiosira* Cl., новые для Восточно-Сибирского моря // Новости сист. низш. раст. Л. Т. 27. С. 9—14. (Совместно с Е. И. Поляковой).

Диатомовые водоросли вод шельфа Гвинейской республики // Бот. журн. Т. 75. № 4. С. 508—516. (Совместно с Л. В. Кузьменко).

К морфологии и таксономии *Actinocyclus octonarius* и *Coscinodiscus radiatus* (*Bacillariophyta*), выращенных в культуре // Бот. журн. Т. 75. № 1. С. 27—30.

Новые таксоны класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 75. № 4. С. 544—549. (Совместно с З. И. Глезер, А. И. Моисеевой).

Новый вид рода *Bacterosira*: *B. concavo-convexa* (*Thalassiosiraceae*, *Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 75. № 11. С. 1567—1569.

Третья Всесоюзная школа диатомологов (Одесса, 7—12 сент. 1987 г.) // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1483—1486. (Совместно с Н. Е. Гусляковым).

Thalassiosira pseudomultipora — новый вид семейства *Thalassiosiraceae* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 75. № 9. С. 1285—1286.

Thalassiosira assemblages in Miocene to Holocene sea deposits from the Soviet Far East // Proc. 10th Intern. Diatom Symp. Koenigstein. P. 213—221.

1991. Новое сем. *Azpeitiaceae* из порядка *Coscinodiscales* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 76. № 4. С. 597—599. (Совместно с З. И. Глезер).

A new species of the genus *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) // Альгология. Т. 1. № 3. С. 71—75.

1992. Новые данные о морфологии и распространении *Thalassiosira margaritae* (Freng. et Orlando) Kozl. emend. Makar. (*Bacillariophyta*) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 28. С. 20—25. (Совместно с З. В. Пушиной).

Новые данные по диатомовым водорослям первого позднеплейстоценового межледниковья северо-западной части Берингова моря // Альгология. 1992. Т. 2. № 3. С. 96—98. (Совместно с Т. Л. Невретдиновой).

Порядок *Aulacosirales* // Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. II. Вып. 2. СПб.: Наука. С. 75. (Совместно с А. И. Моисеевой).

Представители рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*) в пресноводных водоемах // Мониторинг фитопланктона. Новосибирск: Наука. С. 4—9.

Род неясного систематического положения в порядке *Melosirales*. Род *Gleseria* Lupik. et Dolmatova // Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. II. Вып. 2. СПб.: Наука. С. 74—75.

Род *Stephanocostis* Genkal et Kuzmina // Там же. С. 48. (Совместно с С. И. Генкалом).

Сем. *Ectodictyonaceae* Churs. et Tschern. Род *Ectodyction* Churs. et Tschern. // Там же. С. 48—49. (Совместно с Г. К. Хурсевич).

Сем. *Radialiplicataceae* Gles. et Moiss. // Там же. С. 55. (Совместно с З. И. Глезер, А. И. Моисеевой).

Сем. *Stephanodiscaceae* Makar. // Там же. С. 6—7.

Четвертая школа диатомологов (Севастополь, 22—27 апр. 1991 г.) // Альгология. 1992. Т. 2. № 3. С. 106—108. (Совместно с Л. И. Рябушко).

Stephanodiscus inconspicuus sp. nov. (*Bacillariophyta*) // Альгология. Т. 2. № 4. С. 84—86. (Совместно с Г. В. Помазкиной).

1993. Морфологические признаки в порядке *Thalassiosirales* и их таксономическое значение // Диатомовые водоросли — индикаторы изменений окружающей среды и климата (Пятая школа по диатомовым водорослям). Иркутск, 1993. С. 30—31.

Новые данные о морфологии панциря *Coscinodiscus marginatus* Ehr. (*Bacillariophyta*) // Новости сист. низш. раст. 1993. СПб. Т. 29. С. 11—14.

Род *Nitzschia* (*Bacillariophyta*) в верхнем течении реки Тобол и ее притоках // Бот. журн. Т. 78. № 4. С. 87—97. (Совместно с О. В. Бородулиной).

Morphology of some species of the genus *Coscinodiscus* Ehrenberg // Nova Hedwigia. Beih. 106. P. 185—196.

1994. Новые данные о морфологии вымерших видов рода *Hyalodiscus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 79. № 4. С. 32—33. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

V Школа диатомологов (Иркутск, 16—20 марта 1993 г.) // Бот. журн. Т. 79. № 4. С. 155—157. (Совместно с Е. В. Лихошвай, Н. И. Стрельниковой).

An electron microscope study of some *Chaetoceros* species // Abstr. Book 13th Intern. Diatom Symp. Napoli. P. 89.

The morphology of marine genera of the family *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle // Proc. 11th Intern. Diatom Symp. San-Francisco. P. 103—111.

1995. Морфология некоторых видов рода *Hyalodiscus* Ehr. // Экология и география диатомовых водорослей: Тез. докл. Шестой школы по диатомовым водорослям. Минск. С. 36. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

Новые виды порядка *Thalassiosirales* (*Bacillariophyta*) для водоемов Казахстана // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 30. С. 3—7. (Совместно с О. В. Бородулиной).

Новые данные о морфологии современных видов рода *Hyalodiscus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 80. № 7. С. 37—39. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

Памяти Антонины Ивановны Моисеевой (1929—1995) // Бот. журн. Т. 80. № 11. С. 125—133. (Совместно с Б. С. Соколовым, А. И. Жамойда, Ю. Б. Гладенковым и др.).

1996. Дополнение к морфологии панциря *Thalassiosira pseudomultipora* Makar. (*Bacillariophyta*) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 31. С. 40—43.

Новые виды диатомовых водорослей из порядка *Raphales* (*Bacillariophyta*) для водоемов Казахстана // Там же. С. 17—20. (Совместно с О. В. Бородулиной).

VI Школа диатомологов (Минск, 15—18 мая 1995 г.) // Бот. журн. Т. 81. № 9. С. 132—133. (Совместно с Н. И. Стрельниковой, Б. П. Власовым. Г. К. Хурсевич).

An electron microscope study of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) species // Бот. журн. Т. 81. № 1. С. 49—52, 131—134.

1997. Новые таксоны центрических диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 82. № 4. С. 114—118. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

1998. Изученность диатомовых водорослей в России // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. СПб. Т. 2. С. 108—109.

Новые виды диатомовых водорослей для Белого моря (*Centrophyceae*) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 32. С. 16—20. (Совместно с Р. М. Гогоревым).

Новые для водоемов России виды центрических диатомовых (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 83. № 10. С. 121—123. (Совместно с С. И. Генкалом, А. А. Гончаровым).

Новый вид *Thalassiosira favosa* (*Thalassiosiraceae*, *Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 83. № 2. С. 102—104. (Совместно с И. Н. Сухановой).

Ревизия рода *Hyalodiscus* (*Bacillariophyta*) на территории России // Бот. журн. Т. 83. № 4. С. 138—141. (Совместно с Т. Ф. Козыренко).

1999. Виды рода *Thalassiosira* (*Bacillariophyta*) восточного шельфа Берингова моря // Бот. журн. Т. 84. № 11. С. 95—100. (Совместно с И. Н. Сухановой).

Новые данные о морфологии панциря *Bacterosira bathyomphala* (Cl.) Syvertsen et Hasle (*Bacillariophyta*) // Новости сист. низш. раст. СПб. Т. 33. С. 35—39. (Совместно с Р. М. Гогоревым).

Новые данные по морфологии панциря *Cristodiscus succinetus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 84. № 1. С. 57—59. (Совместно с Н. И. Стрельниковой).

Новый род *Coscinorima* (*Bacillariophyta*) из меловых отложений Восточного склона Урала // Бот. журн. Т. 84. № 6. С. 126—128. (Совместно с Н. И. Стрельниковой).

Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в Белом море // Бот. журн. Т. 84. № 5. С. 31—40. (Совместно с Р. М. Гогоревым).

The genus *Chaetoceros* Ehr. (*Bacillariophyta*) from the Laptev Sea // Альгология. Т. 9. № 2. С. 31—32. (Совместно с R. M. Gogorev).

2000. Новые данные о морфологии четырех видов *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. Т. 85. № 9. С. 8—88. (Совместно с Р. М. Гогоревым).

В печати. Новое местонахождение и изменчивость некоторых морфологических признаков *Thalassiosira faurii* (*Bacillariophyta*) // Альгология. (Совместно с С. И. Генкалом, Г. И. Поповской).

Работы, вышедшие под редакцией И. В. Макаровой

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / Под ред. З. И. Глезер, И. В. Макаровой (отв. ред.), А. И. Моисеевой, В. А. Николаева. Л.: Наука, **1988.** Т. II. Вып. 1. 116 с.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Патова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л.: Наука, **1989.** 160 с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / Под ред. З. И. Глезер, И. В. Макаровой (отв. ред.), А. И. Моисеевой, В. А. Николаева. СПб.: Наука, **1992.** Т. II. Вып. 2. 125 с.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. Л.: Гидрометеоиздат, **1992.** 127 с.

Гусляков Н. Е., Закордонец О. А., Герасимюк В. П. Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. Киев: Наукова думка, **1992.** 112 с.

Диатомовые водоросли Карадагского заповедника / Флора и фауна заповедников СССР. М., **1992.** 65 с.

© *К. Л. Виноградова, Р. М. Гогорев*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 V 2000

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 016.58

C. C. Baskin, J. M. Baskin. Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego; London etc., 1998. 666 p. (К. К. Баскин, Дж. М. Баскин. Семена: экология, биогеография и эволюция покоя и прорастания. Сан-Диего; Лондон и др., 1998. 666 с.).

M. G. Nikolaeva. *C. C. Baskin, J. M. Baskin.* Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. 1998

Рецензируемая монография представляет собой труд исключительного значения. Надо помнить, что семена являются важнейшим, а зачастую единственным средством сохранения на земле растений. У них выработался ряд необычайных свойств, обеспечивающих эту возможность. Это в первую очередь свойство длительное время сохранять жизнеспособность и находиться в состоянии покоя.

Естественно, что различным областям биологии семян, например анатомии, физиологии и биохимии покоя и прорастания и некоторым другим, посвящены специальные обзоры. В то же время практически ничего нет об экологии семян. Поэтому особенно важно появление книги C. Baskin и J. Baskin «Seeds...». Она представляет собой не только первое в мире, но при этом и весьма фундаментальное исследование экологических и биогеографических особенностей покоя и прорастания семян.

В ней обобщены как многолетние исследования самих авторов, так и огромный литературный материал, отражающий многообразие направлений обзора. Достаточно сказать, что в списках литературы каждой главы содержится от 400 до 600 и более названий. О богатстве объектов исследования говорит список упомянутых в книге растений, включающий в себя около 7 тысяч видов.

Следует отметить, что в отличие от существующей на западе тенденции игнорировать русскую науку (что отчасти может быть объяснено языковыми трудностями) C. и J. Baskin активно используют доступную им русскую литературу, как переведенную на английский, так и опубликованную на русском языке. Так, прежде всего в основу рассмотрения типов покоя семян положена классификация М. Г. Николаевой (Nikolaeva, 1977), а анализ филогенетических особенностей прорастания семян разных семейств проведен по системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980).

Что же представляет собой эта книга?

Прежде всего ее важнейшей особенностью являются методические подходы к изучению экологии прорастания семян. Они представляют собой сочетание наблюдений в природе, опытов проращивания семян в условиях, близких к природным (обычно в неотапливаемых оранжереях), но с обязательным контролем условий прорастания (особенно температуры); лабораторных опытов со строго контролируемыми температурными и световыми условиями.

Второй несомненной заслугой авторов является изучение характера прорастания семян с учетом жизненных циклов исследуемых видов, чему практически обычно не придается значения в работах других авторов. Наблюдения при этом проводятся в течение года, а нередко и ряда лет. Такой подход открывает широкие возможности

для понимания изменения состояния семян разных видов в различных природных условиях.

Монография имеет весьма четкий план. Она состоит из 12 глав. Глава 1 — введение, 2 — экологические подходы к изучению прорастания. Следующие четыре главы являются основополагающими: 3 — типы покоя семян; 4 — экология прорастания семян с неглубоким физиологическим покоем; 5 — то же, но семян с морфофизиологическим покоем; 6 — то же, но семян с физическим покоем. Изложенные в этих главах представления используются в следующих главах: 7 — экология прорастания семян в семенных банках; 8 — особенности характера прорастания семян в зависимости от внутривидовых различий; 9 — географические особенности экологии прорастания семян в тропической и субтропической зонах; 10 — то же, но в умеренной и арктической зонах; 11 — экология прорастания семян растений с особыми жизненными циклами и/или в особых местообитаниях (паразиты, орхидные, насекомоядные, а также водные, галофиты, псаммофиты).

Заключительная глава 12 представляет собой, с одной стороны, как бы итог изложенных в предыдущих главах фактических данных, а с другой — рассмотрение на этой основе разных аспектов проблемы с целью представить себе условия и время возникновения у растений явления покоя семян вообще и разных его типов в частности.

В связи с этим в главе 12 рассматривается следующее: а) распределение типов покоя семян в зависимости от биогеографических условий; б) возможность и примеры построения теоретических моделей эволюции явления покоя семян на основе наблюдаемых связей внешних условий и жизненных форм растений с типом покоя; в) попытка представить время возникновения явления покоя семян и его эволюцию в историческом аспекте, опираясь, во-первых, на данные о палеоклиматических изменениях (влажности и температуры), а во-вторых, на рассмотрении аналогий между современными растениями с известным типом покоя семян и их ископаемыми предками; г) распределение типов покоя семян в зависимости от филогенетического положения семейств покрытосеменных и голосеменных растений; д) связь между типами зародыша (по: Martin, 1946) и характером покоя семян.

В конце главы авторы приводят заключительные схемы: во-первых, схему предполагаемой связи типов морфофизиологического покоя с типами зародыша (рис. 12.22) и, во-вторых, схему предполагаемого возникновения и эволюции типов физиологического покоя в зависимости от характера изменений климата в биогеографических областях (рис. 12.23). В последней схеме особый интерес представляет выделение авторами впервые разных типов неглубокого физиологического покоя.

В заключение авторы подчеркивают, что перед исследователями остается еще большое количество нерешенных вопросов.

Конечно, на фоне, можно сказать, глобального рассмотрения проблемы естественно возникают и некоторые дискуссионные вопросы. В частности, сомнительно значение, которое авторы придают разработанной A. Martin классификации растений по типам зародышей, выделяемым в зависимости от их размеров, формы и положения в семени. Эта классификация (имевшая определенное положительное значение в свое время) опирается на представление о постоянстве типов зародыша и носит в большой мере формальный характер. В ней не учитываются особенности и пути доразвития зародышей в период после созревания семян (Грушвицкий, 1961; Лодкина, 1966, и др.). Поэтому, с нашей точки зрения, дискуссионной является и вышеупомянутая схема на рис. 12.22.

Эти и, может быть, некоторые другие спорные моменты, возникающие на фоне рассмотрения многообразных аспектов проблемы, естественно не умаляют выдающегося значения книги. Можно только восхищаться огромным трудом, вложенным в нее, количеством фактических данных, многообразием подходов к проблеме прорастания семян и в особенности появления и эволюции такого свойства, как покой семян — важнейшего фактора существования растений на Земле.

Нельзя не выразить благодарность авторам книги, которые не только так убедительно напомнили нам о значении изучения экологии семян, но и сделали весомый вклад в исследование этой проблемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грушвицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // 14-е Комаровские чтения. М.; Л., 1961. 46 с.

Лодкина М. М. Развитие зародыша бересклета европейского (*Euonymus europaea* L.) в период стратификации семян // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 5. С. 649—659.

Martin A. C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midland Nat. 1946. Vol. 36. N 3. P. 513—660.

Nikolaeva M. G. Factors controlling the seed dormancy pattern // The phisiology and biochemistry of seed dormancy and germination / Ed. by A. A. Khan. Amsterdam; New York, 1977. P. 51—74.

Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. P. 225—359.

© *М. Г. Николаева*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 V 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 11)

ВОДОРОСЛИ — ALGAE

Стр.

Sphaenosipon fucicola (Saunders) Beljakova **comb. nov.** 88
S. geitleri Beljakova **nom. nov.** 89
S. marchantae (Setchell et Gardner) Beljakova **comb. nov.** 90
S. pacificus (Setchell et Gardner) Beljakova **comb. nov.** 90
S. proteus (Setchell et Gardner) Beljakova **comb. nov.** 90
S. sphaeroideus (Setchell et Gardner) Beljakova **comb. nov.** 91
S. violaceus (P. Crouan et H. Crouan) Beljakova **comb. nov.** 91

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Gastrolychnis (Fenzl.) Reichenb. **subsect. Pauciflora** Tzvel. **subsect. nov.** 100
G. pauciflora (Ledeb.) Tzvel. **comb. nov.** 100
G. uniflora (Ledeb.) Tzvel. **comb. nov.** 101
Garduus kirghisicus B. Sultanova **sp. nov.** 103
Pilosella × ciesielskii (Błocki) Valery Tikhomirov **comb. nov.** 112
Pilosella × solacolui (Prodan ex Nyár.) Valery Tikhomirov **comb. nov.** 113

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 11) Стр.

Перестенко Л. П. Эволюция бурых водорослей (*Phaeophyta*) в Мировом океане. 2. Условия, закономерности и этапы 1
Ковалев О. В. Эволюция C_4-синдрома фотосинтеза у цветковых растений 7
Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной коры и вторичной *Rosaceae*. 6. *Rubeae* и *Adenostomeae* (*Rosoideae*) 21
Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой 29

СООБЩЕНИЯ 42

Жукова А. Л., Матвеева Н. В. Печеночники Таймыра 42
Юдакова О. И., Лобанова Л. П. Изменения эндотелия у *Lycopersicon esculentum* при опылении чужеродной пыльцой 63
Загирова С. В. Структура паренхимы коры и CO_2-газообмен ствола у некоторых представителей семейства *Pinaceae* 71
Дегтева С. В., Мартыненко В. А. Растительность и флора природного парка «Югыд-Ва» (Республика Коми) 76

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 87

Белякова Р. Н. Конспект флоры *Cyanophyta* бентоса дальневосточных морей России. 2. *Chroococcales* (*Entophysalidaceae*, *Dermocarpellaceae*, *Xenococcaceae*, *Hydrococcaceae*) 87
Цвелёв Н. Н. Род *Gastrolychnis* (*Caryophyllaceae*) в Европейской России 99
Султанова Б. А. Новый вид рода *Carduus* (*Asteraceae*) из Киргизии 102
Тихомиров Вал. Н. Род *Pilosella* (*Asteraceae*) во флоре Беларуси 104

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 115

Куликов П. В. Новые данные о флоре Челябинской области 115
Крюкова М. В. Флористические находки на Среднеамурской низменности 122

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 126

Сергиенко В. Г. Редкие и подлежащие охране виды растений Ненецкого автономного округа 126

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 132

Губанов И. А., Камелин Р. В., Скворцов А. К. Владимир Сергеевич Новиков (к 60-летию со дня рождения) 132
Добрецова Т. Н., Казанцева А. С., Любарский Е. Л., Туганаев В. В. Михаил Васильевич Марков (1900—1981) (к столетию со дня рождения) 143

ПОТЕРИ НАУКИ 146

Виноградова К. Л., Гогорев Р. М. Памяти Ираиды Викторовны Макаровой (1929—2000) 146

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 157

Николаева М. Г. *К. К. Баскин, Дж. М. Баскин.* Семена: экология, биогеография и эволюция покоя и прорастания. 1998 157
Указатель новых названий растений 160

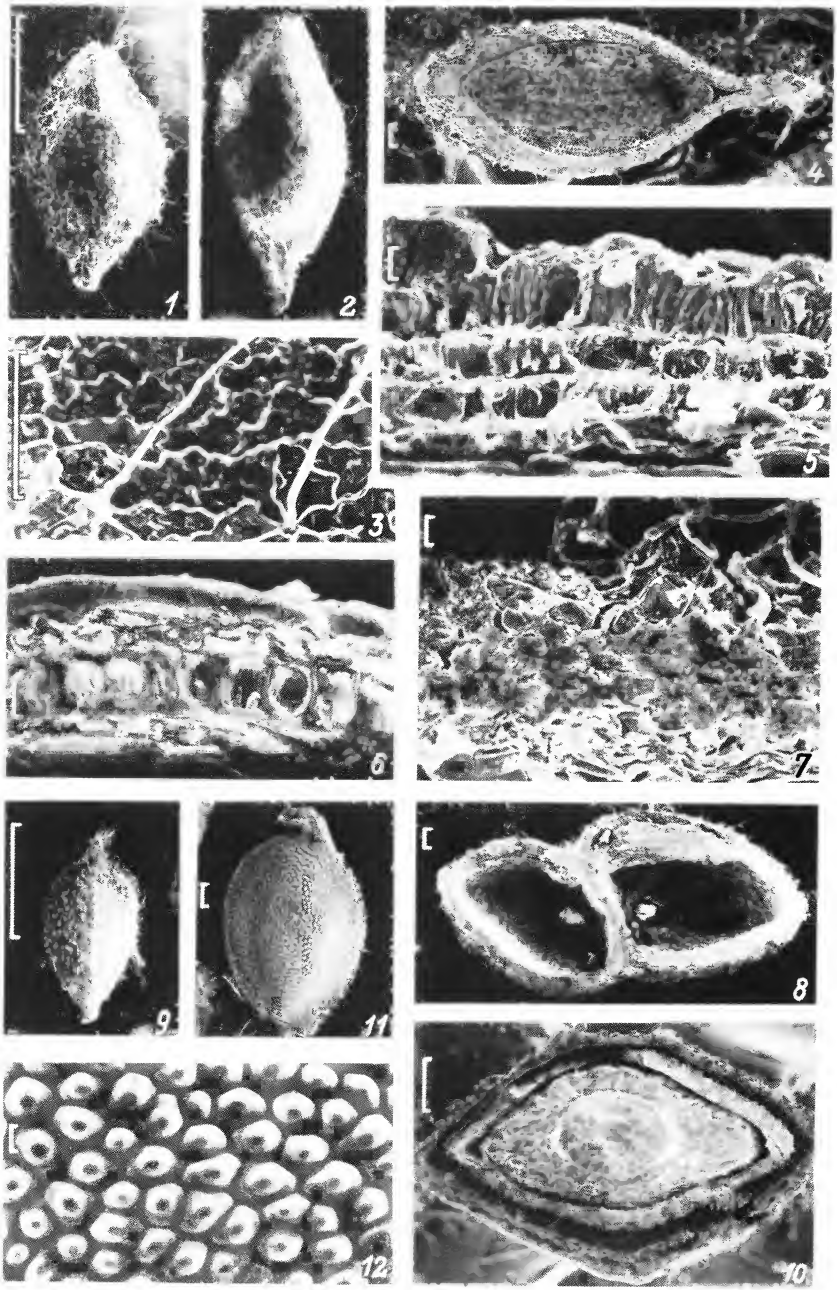


Таблица I. Строение плода у представителей родов *Forsskaolea, Droguetia* и *Australina* (SEM).

1, 2 — плоды *F. angustifolia* (*1*) и *F. tenacissima* (2), большинство волосков удалены; *3—5* — *F. candida* (Namibrand, Seydel 3498): поверхность плода (*3*), плод на поперечном срезе (*4*), фрагмент перикарпия (*5*); *6, 7* — перикарпий на поперечном срезе плода у *Droguetia iners* subsp. *iners* и *D. ambigua* соответственно; *8* — сросшиеся плоды *Droguetia ambigua* на поперечном срезе; *9—12* — *Australina pusila*: плод в околоцветнике (*9*), плод на поперечном срезе (*10*), плод без околоцветника (*11*), поверхность плода (*12*). Масштабная линейка: *1, 2, 9* — 1000 мкм; *3, 4, 8, 10, 11* — 100 мкм; *5—7, 12* — 10 мкм.

К с. 37

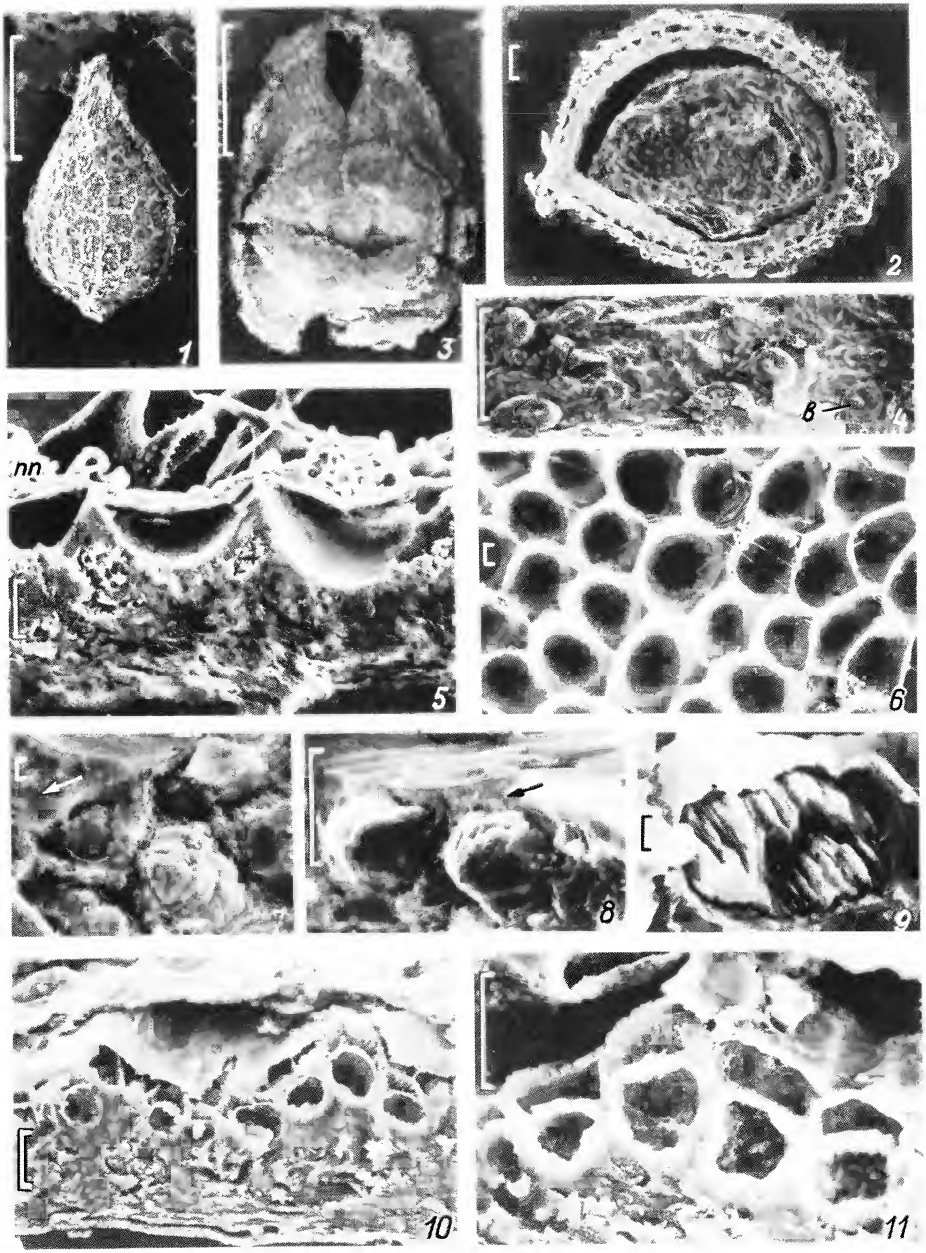


Таблица II. Строение плода у видов рода *Didymodoxa* (SEM).

1 — плод *D. caffra*; *2* — плод на поперечном срезе; *3* — соплодие («двойной плод») *D. capensis*; *4* — фрагмент его поверхности; *5, 6* — *D. caffra*: *5* — фрагмент поперечного среза стенки плода, *6* — поверхность отделившейся внутренней части перикарпия; *7—9* — напоминающие кристаллы тельца из перикарпия изученных образцов; *7* — *D. caffra*, *8* — *D. capensis* (соплодие), *9* — *D. capensis* (плод), стрелками показано аморфное кремниевое содержимое в верхней части кристаллоносных клеток; *10, 11* — поперечный срез плода *D. caffra* после обработки плавиковой кислотой. в — волосок. пп — проводящий пучок. Масштабная линейка: *1, 3* — 1000 мкм; *2, 4* — 100 мкм; *5, 6, 8* — 10 мкм; *7, 9—11* — 1 мкм.

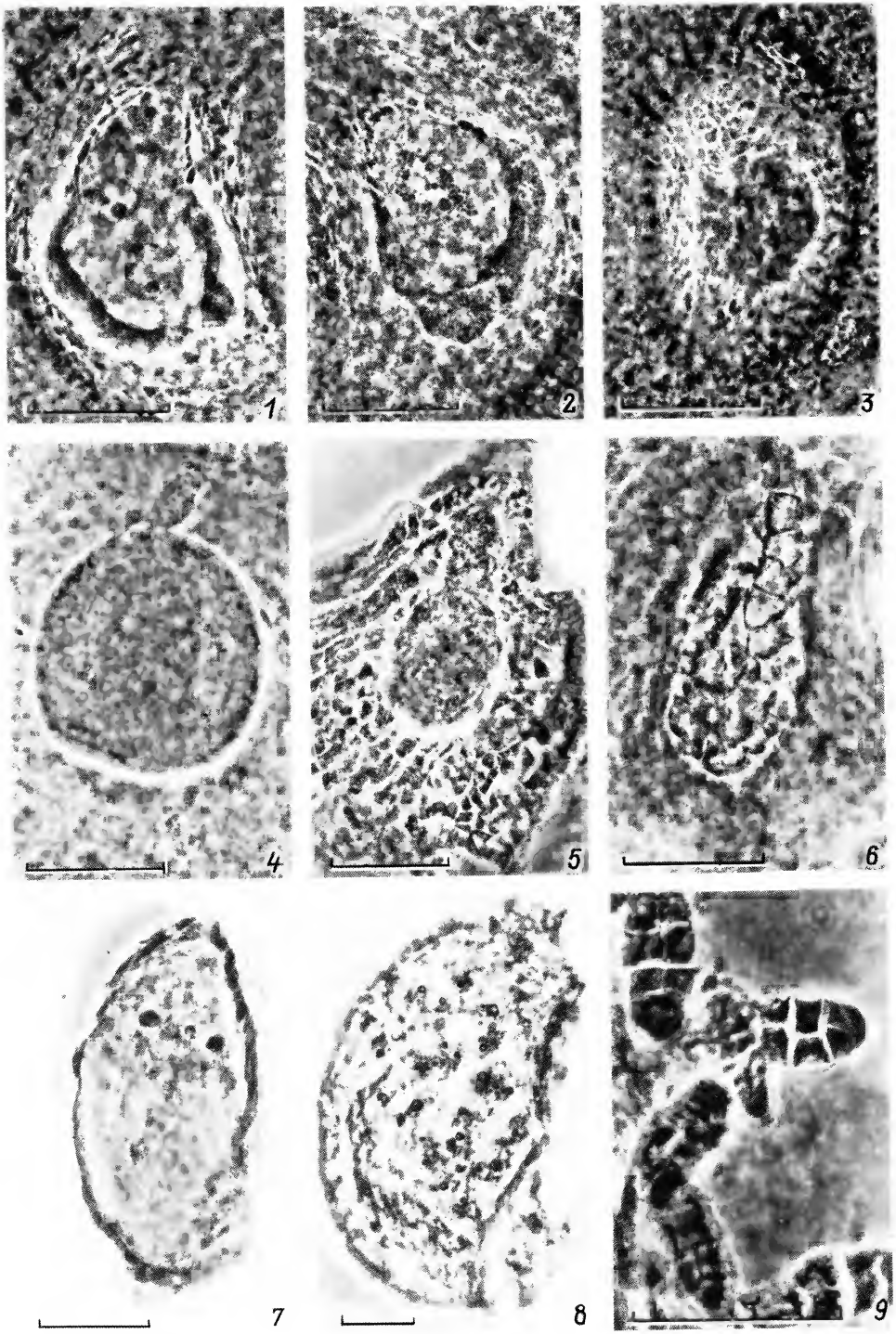


Таблица. *Lycopersicon esculentum* Mill.

1, 2 — пролиферация эндотелия при аномальном развитии эндосперма (5-е сутки после опыления); *3* — пролиферированный эндотелий, полностью заполнивший полость зародышевого мешка (5-е сутки); *4* — нормальные зародыш и эндосперм (10-е сутки); *5* — глобулярный зародыш, окруженный клетками пролиферированного эндотелия (10-е сутки); *6* — дегенерировавший зародыш и пролиферированный эндотелий (15-е сутки); *7, 8* — ценоцитный эндосперм без зародыша, окруженный однослойным эндотелием (10-е и 15-е сутки); *9* — биполярные структуры, образовавшиеся in vitro на пролиферированном эндотелии. Масштабная линейка — 0.1 мм.

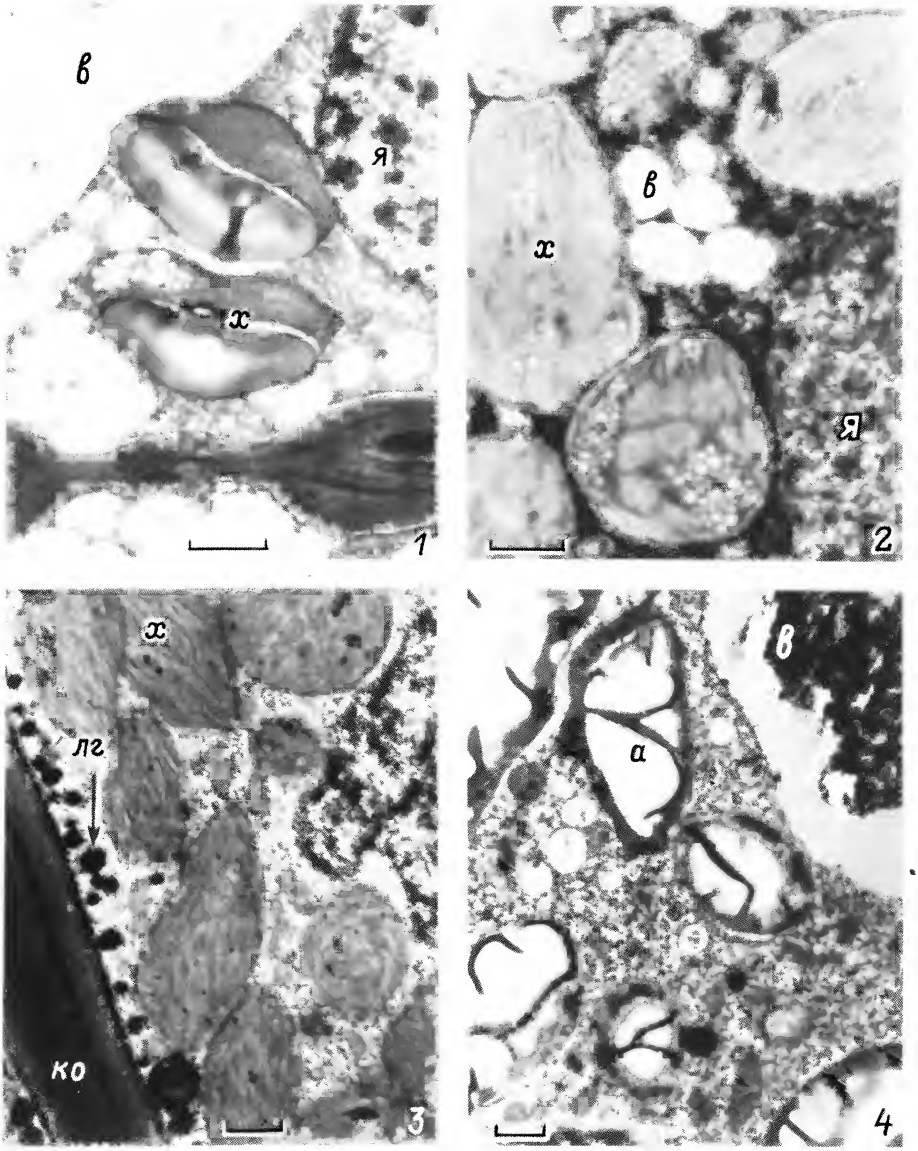


Таблица. Фрагменты клеток тяжевой паренхимы в коре ствола пихты (*1, 2*) и сосны (*3, 4*) на высоте 9 (*1, 2, 3*) и 1.5 м (*4*) в августе 1996 г.

а — амилопласт, *в* — вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *лг* — липидная глобула, *х* — хлоропласт, *я* — ядро. Масштабная линейка — 1 мкм.

Индекс
70056

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. Vol. 85. N 11)

Page

Perestenko L. P. Evolution of *Phaeophyta* in the World Ocean. 2. Environments, regularities and stages 1
Kovalev O. V. Evolution of C_4 photosynthetic pathways in Angiosperm apoplast 7
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 6. *Rubeae* and *Adenostomeae* (*Rosoideae*) 21
Kravtsova T. I. Pericarp structure in the tribe *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) in relation to its systematics 29

COMMUNICATIONS 42

Zhukova A. L., Matveyeva N. V. The liverworts of the Taymyr Peninsula 42
Yudakova O. I., Lobanova L. P. Changes in *Lycopersicon esculentum* endothelium after pollination with foreign pollen 63
Zagirova S. V. Bark parenchyma structure and CO_2 gas exchange in trunks of some *Pinaceae* 71
Degteva S. V., Martynenko V. A. Vegetation and flora of the national Nature Park «Yugyd-Va» (the Komi Republic) 76

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 87

Beljakova R. N. Sinopsis of the benthic *Cyanophyta* flora of the Russian Far-Eastern seas. 2. *Chroococcales* (*Entophysalidaceae, Dermocarpellaceae, Xenococcaceae, Hydrococcaceae*) 87
Tsvelev N. N. On the genus *Gastrolychnis* (*Caryophyllaceae*) in European Russia 99
Sultanova B. A. A new species of the genus *Carduus* (*Asteraceae*) from Kirghiz Republic 102
Tichomirov Val. N. The genus *Pilosella* (*Asteraceae*) in the flora of Belarus 104

FLORISTIC FINDINGS 115

Kulikov P. V. New data on the flora of the Chelyabinsk region 115
Kryukova M. V. Floristic findings in the Middle Amur lowland 122

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 126

Sergienko V. G. Rare and endangered plant species from Nenets autonomous district 126

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 132

Gubanov I. A., Kamelin R. V., Skvortsov A. K. Vladimir Sergeevich Novikov (on the occasion of his 60th birthday) 132
Dobretsova T. N., Kazantseva A. S., Lyubarsky E. L., Tuganaev V. V. Michail Vassilyevich Markov (1900—1981). On the occasion of his centenary 143

OBITUARIES 146

Vinogradova K. L., Gogorev R. M. In memoriam: Iraida Victorovna Makarova (1929—2000) 146

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 157

Nikolaeva M. G. *C. C. Baskin, J. M. Baskin.* Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. 1998 157
Index of new plant names 160

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 11. 1—160.